

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

MAR 5 '62

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume VIII - Juin 1961 - Numéro 2

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E 1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1961

France et Communauté Française : **50 NF**

Étranger { Dollar U. S. A. : **14**
 { Francs Belges : **700**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Communauté Française : **45 NF**

Étranger { Dollars : **12,85**
 { Francs Belges : **642,50**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.
d) C. C. P. Paris 599.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. Jacques LECOMTE
Laboratoire de Recherches Apicoles
" LA GUYONNERIE "
BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise)

SUR LA TRANSMISSION D'ISOTOPES RADIO-ACTIFS ENTRE DEUX FOURMILIÈRES D'ESPÈCES DIFFÉRENTES (*FORMICA RUFA* et *FORMICA POLYCTENA*)

par

Rémy CHAUVIN, Guy COURTOIS et Jacques LECOMTE

(Station de Recherches Apicoles, Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise, et Section d'Application
des Radio-éléments, Centre d'Études Nucléaires de Saclay, Seine-et-Oise.)

L'un de nous (CHAUVIN, 1957-1960) étudiant depuis 6 ans de nombreuses fourmilières qui se trouvent dans un bois près d'Épernon (Eure-et-Loir), le terrain nous a paru convenir pour des marquages de Fourmis à l'aide d'isotopes radio-actifs. Une grosse fourmilière appartenait à l'espèce *polyctena*, une dizaine d'autres, plus ou moins proches de la première, étaient des *rufa*, beaucoup moins populeuses.

Description de la fourmilière de « *polyctena* ».

C'est elle que nous avons décidé de marquer d'abord. Elle se trouve à flanc de coteau, au milieu d'un taillis assez dense de chênes, de châtaigniers et de peupliers. Elle est extrêmement populeuse, et le bruit des Fourmis marchant sur les feuilles mortes s'entend facilement à distance. Le plan ci-joint montre les pistes où se déplacent les très nombreuses Fourmis (4 à 5 passages à la seconde sur certaines pistes). Leur longueur totale dépasse 200 m. Non seulement le nid ne forme pas de dôme, mais il ressemble plutôt à une cuvette légèrement excavée dont le fond serait tapissé de brindilles. Au centre un coup de pioche permet de découvrir une très vieille souche complètement évidée dont il ne reste presque rien. Le sol lui-même doit être creusé de nombreuses galeries, car on le sent céder sous le pied aux abords immédiats de la fourmilière. Il nous semble qu'on pourrait évaluer la population du nid à plusieurs millions d'individus, chiffre qui est atteint assez souvent, on le sait, par les grands nids polygynes de *polyctena*.

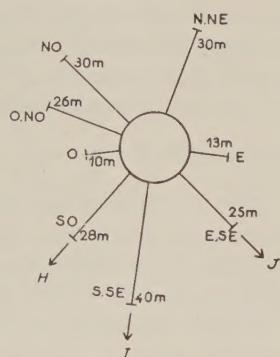
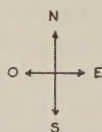


FIG. 1. — La fourmilière de *polyctena* avec ses pistes. On a indiqué par des lettres (J, I, H) l'emplacement des fourmilières de *rufa* les plus rapprochées.

Quant aux fourmilières de *rufa*, certaines se trouvent singulièrement proches (une soixantaine de mètres) de *polyctena* ; il ne semble pas pourtant se produire de bagarres ; tout au moins n'en avons-nous pas observé. Toutefois, les dômes de *rufa*, observés depuis 5 ans, sont restés curieusement petits, inférieurs, semble-t-il, aux standards normaux de l'espèce. S'agirait-il d'une concurrence vitale, tous les pins qui pourraient héberger des pucerons à miellat étant largement occupés par *polyctena* ?

Les techniques de marquage et de détection.

Nous avons marqué vers 19 h 30, le 15 mai 1961, la fourmilière de *polyctena* avec 50 mc d'or radio-actif (^{198}Au , solution colloïdale standard du CEA) mélangés à 50 cm³ d'une solution sucrée très épaisse, versée sur la surface de la fourmilière. Les Fourmis ont commencé à s'y intéresser immédiatement. Notons que, si l'on considère la colonie comme peuplée de 1 million d'individus (mais ce doit être inférieur à la réalité) et si l'activité initiale se répartit entre toutes les fourmis d'une manière égale (ce qui est assez problématique d'après GOSWALD et KLOFT), nous arrivons à une activité de 0,05/ μc fourmi qui reste encore aisément décelable par les deux moyens de détection utilisés. En effet, cette activité représente 1 870 désintégrations par seconde. Avec le moins sensible de nos détecteurs (sonde portable, voir plus loin), cette activité sera comptée avec un facteur géométrique de 0,4 et une efficacité de détection de 0,5 environ, soit donc un signal net de 374 dés/s. On peut admettre que le minimum décelable par ledit appareil sera de 4 chocs par seconde, soit environ 100 fois moins que la valeur citée plus haut, soit 0,0005 μc . Ces estimations ne tiennent naturellement pas compte de la décroissance due à la période radio-active ($T_a = 2,8 \text{ j}$) et à la période biologique T_b inconnue, entraînant une période apparente $T : \frac{1}{T} = \frac{1}{T_a} + \frac{1}{T_b}$.

Sur le terrain, des relevés *avant marquage* (pour le bruit de fond) et après marquage ont été réalisés avec le scintillomètre portatif à sonde marque Victoreen « Scintillac » EB 641 équipé d'un cristal détecteur INa (Tl) de diamètre = 1" 1/4 et de hauteur 1" 1/2.

Après marquage toutes les détections ont été réalisées à l'aide de l'ensemble portatif, comme on vient de le dire, mais aussi avec un ensemble de comptage constitué d'un DCS 1 à cristal creux, préampli GABON, protégé par un château de plomb de 5 cm d'épaisseur, et d'une échelle de comptage de 1 000 à THT incorporée. Le cristal creux avait les caractéristiques suivantes : dimensions 1" 3/4 \times 2", puits 21/32" \times 11/8". Une expérience préliminaire a montré pour une THT de 1 300 V l'existence d'un pseudo-palier d'au moins 5 V sur le seuil de discrimination (10 à 15 V). Ce pseudo-palier assure une bonne stabilité de comptage. Lorsque nous employons l'expression cpm bruts, cela s'entend avec bruit de fond inclus ; cpm nets signifie avec bruit de fond déduit.

Résultats.

Le mardi 16 à 9 heures, les Fourmis du centre du nid provoquent la saturation du détecteur ; au bord de la fourmilière on obtient encore 91 000 cpm.

Prélèvement sur les chemins du n° 1 au n° 8.

SITE.	COMPTAGE 1 MN CPM BRUTS.	NOMBRE DE FOURMIS COMPTÉES.	BRUIT DE FOND.
1 extrémité	20 160	20	—
2 extrémité	3 040	20	345
3 milieu	34 600	20	
3 extrémité	848	15	
4 milieu	19 850	15	
4 extrémité	6 400	15	
5 milieu	87 400	15	313
6 milieu	22 300	20	
6 extrémité	12 190	15	
7 milieu	9 370	20	
7 extrémité	470	15	318
8 milieu	1 270	15	
8 extrémité	810	15	

On notera l'extrême divergence des résultats ; à l'heure indiquée, l'activité du milieu est toujours plus grande que celle des extrémités des pistes ; ce qui signifie que l'isotope est seulement en cours de répartition.

Cette inégalité de répartition de l'isotope s'atténue d'ailleurs avec le temps ainsi que le montrent les mesures individuelles effectuées sur un lot de 19 Fourmis prélevées sur la piste n° 3, le mercredi 17 à 9 h 30 :

FOURMI. N°.	CHOCs BRUTS PAR MN.	N°.	CPM.	N°.	CPM.	N°.	CPM.
1	1 239	6	598	11	580	16	413
2	623	7	629	12	2 525	17	266 715
3	640	8	493	13	404	18	622
4	487	9	453	14	898	19	1 013
5	613	10	1 069	15	1 354		

soit 16 sûrement actives ; 2 sûrement inactives, et 1 douteuse. On peut remarquer qu'en dehors d'une Fourmi très active, la dispersion est faible : nous trouvons 6 Fourmis entre 550 et 650 et 13 entre 540 et 1 100. A noter la présence d'une Fourmi extrêmement active (on peut évaluer son activité à 0,5 μ c). La dispersion est beaucoup moins forte que la veille ; mais notable néanmoins ; il faut remarquer que l'inégalité d'absorption de la nourriture paraît très fréquente chez les Insectes sociaux ; en tout cas LECOMTE avec les isotopes et LENSKY avec l'eau ont mis en évidence des phénomènes tout à fait analogues chez les abeilles (travaux en cours de publication).

La répartition de l'activité sur le corps des « polychena ».

Le tube qui a servi aux mesures dans le cas de la Fourmi hyperactive n'est pas pollué (423 cpm pour un bruit de fond de 412 cpm), donc la Fourmi n'est pas contaminante et l'activité est interne. Tête, thorax et abdomen ont été séparés et comptés individuellement : la tête donne 490 cpm bruts le thorax 427 et l'abdomen 257 000 soit, 99,9 % du total.

Il était donc probable que, si les Fourmis se souillent d'isotopes à la surface de leur corps au moment où elles l'absorbent, les activités de léchage si fréquentes chez cette espèce aboutissent très vite à emmagasiner toute l'activité dans l'abdomen. Nous avons voulu cependant pousser les choses plus loin et nous assurer d'une part que les pattes des fourmis ne sont pas contaminantes, et d'autre part que les chemins suivis par les Fourmis ne sont pas contaminés. Dans un premier lot d'une vingtaine de Fourmis prélevées sur une piste très active, les pattes ont été arrachées ou coupées sans précaution : alors le corps donne 6 405 cpm nets et les pattes 70, soit un rapport d'activité pattes/corps = 1 %. Dans un deuxième lot, les pattes ont été non plus arrachées, mais sectionnées avec précaution à l'aide de ciseaux d'ophtalmologiste : corps = 725 cpm nets, pattes = 0 ; pour un troisième lot, les résultats sont identiques.

Les matériaux des pistes sont-ils actifs ?

Au bout de la piste n° 3, un coton a été frotté contre le tronc du grand pin où elle aboutit, en prenant grand soin de ne pas écraser les nombreuses Fourmis qui y grimpent ; le coton avait été imbibé d'eau et de quelques gouttes de détersif : son activité a été reconnue nulle. Nous avons alors prélevé environ un litre des feuilles mortes sur lesquelles marchent les Fourmis avant d'atteindre le pin ; c'est une opération délicate, car il est très difficile de s'assurer qu'aucune Fourmi n'est mélangée aux feuilles. On trouve alors pour ces feuilles 441 cpm bruts, ce qui peut correspondre à une légère activité, mais il faut noter que la différence avec le bruit de fond est très faible et que la présence d'une seule fourmi dans les feuilles suffirait à l'expliquer.

La communication de l'activité aux fourmilières de « rufa » voisines.

Mais le point qui nous a paru le plus intéressant a été la découverte d'une activité faible mais nette dans trois fourmilières de *rufa* situées à une cinquantaine de mètre du nid de *polychena*, à la suite du marquage de ces dernières, et de ces dernières seulement. A l'aide du détecteur portatif, on observe :

FOURMILIÈRE.	DATE : 17 (11 h 30).	(15 h).	(17 h).
—	—	—	—
A	25/25 cps	25/25	25/25
D	25/25	24/23,5	23,5/23,5
H	22/33	26/33	24/31
I	25/25	24/31	26,1/31,1
J	25/36	25/32	24,7/35,1

cps = chocs par seconde.

Le premier chiffre indique le bruit de fond à 1 m de la colonie, le 2^e, ce que donne le compteur lorsque la sonde est posée sur la fourmilière. Or, le mardi 16, à 9 heures, aucune fourmilière de *rufa* n'était active; à 12 heures, H l'était nettement et J commençait à l'être. A 17 heures, H et J étaient actives (H = 42 contre 25 bruit de fond). Enfin, le mercredi 17 à 9 heures, H = 25/30 (premier chiffre correspond au bruit de fond), J = 25/32 et I, devenue active = 25/35. Les autres fourmilières sont inactives. Ces mesures ont été réalisées avec la constante de temps maximum, soit 10 secondes, et les chiffres indiqués correspondent aux moyennes de 3 lectures. Dans ces conditions l'écart quadratique σ relatif [σ (N)/N] est de l'ordre de 4 à 5 %, soit ± 1 cps (à 66 % de degré de confiance).

Au cours du dernier relevé, une vingtaine de lectures ont été faites pour chaque point, et on en a fait la moyenne arithmétique; les chiffres sont alors donnés avec une décimale.

Il faut noter un fait assez curieux : les oscillations de l'aiguille du « scintillac » au cours des mesures; l'activité varie presque continuellement. Ceci peut être dû à la présence intermittente de Fourmis radio-actives, mais le phénomène reste difficile à interpréter.

Évaluation de l'activité de Fourmis (« *F. rufa* ») avec l'ensemble EDITH.

Dans toutes ces expériences les fourmis au nombre approximatif d'un millier étaient prélevées sur la fourmillière et portées dans l'appareil.

		MARDI 16 (15 h)	MERCREDI 17 (10 h 30)
		cpm/temps de comptage.	cpm/temps de comptage.
BRUIT DE FOND. 1		416,4/15 minutes	412,0/20 minutes
2		407/5 minutes	—
A	Fourmis	426,4/5 minutes	
D	Fourmis	402,0/5 minutes	
H	Fourmis	442,6/5 minutes	429,1/35 minutes
	Brindilles	435,2/10 minutes	
	Linge posé sur la four- milière et imbibé d'acide formique		413,3/10 minutes
I	Fourmis		511,8/10 minutes
J	Fourmis	428,0/5 minutes	422,4/10 minutes
L	Fourmis	441,8/5 minutes	
	Fourmis	431,7/10 minutes	

Ainsi donc, à une seule exception près, celle de la fourmilière D, *tous les échantillons donnent un nombre de chocs supérieur au bruit de fond, et cela même dans le cas de la fourmilière L très éloignée de polycтена, et avec laquelle des échanges paraissent invraisemblables* (ce phénomène de l'activité des fourmilières éloignées est fort curieux et nous allons y revenir). Soit s le signal enregistré, N la moyenne de comptage du lot considéré, b la moyenne de comptage du bruit de fond

$$s = N - b.$$

On peut, en utilisant la formule $\sigma_s = \sqrt{\sigma_N^2 + \sigma_b^2}$, calculer l'erreur quadratique sur le signal s , ce qui donne $s = 14$ coups-minute et $\sigma(s) = 3,8$ coups-minute. Pour que le signal soit nul, ce qui correspondrait à une activité nulle, il faut une variation du signal de $3,7 \sigma$. Or il n'y a pas une chance sur 1000 pour que cela se produise. On doit donc admettre que les fourmilières présentent une activité certaine, mais faible. Cette faible activité peut être due, soit à la présence d'or radio-actif, mais cette explication n'est guère valable pour la fourmilière L, soit à une activité naturelle des Fourmis : présence de ^{40}K ou retombées radio-actives. Ce point reste à élucider avec un compteur à bas bruit de fond. Notons toutefois

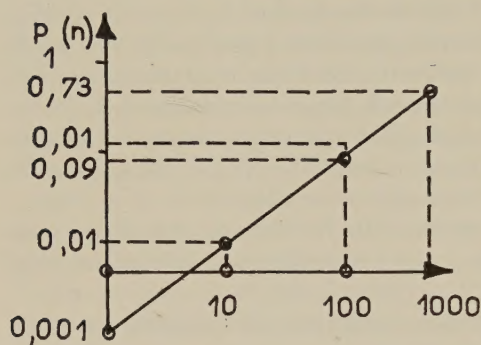


FIG. 2. — Explication dans le texte. En abscisses, nombre de fourmis actives dans la colonie.

Exemple : pour 1 seule fourmi active dans la colonie, la probabilité qu'elle soit présente dans un prélèvement de 1 000 fourmis n'est que de $1/1\ 000$.

que même avant le marquage nous avons été intrigués par les oscillations fréquentes du scintillomètre dès qu'il était posé sur une fourmilière alors qu'il reste stable sur le sol à 1 m de celle-ci. Notons aussi que *cette mise en évidence d'une faible radio-activité dans les fourmilières proches ou non de la colonie marquée n'influence en rien nos conclusions quant aux mesures effectuées non plus à l'aide du compteur EDITH mais à l'aide du scintillomètre portatif* ; ces dernières mesures globales (et non plus effectuées seulement sur un échantillon de fourmis comme dans le cas du tableau précédent) montrent une activité indiscutable de H, I, et J, et pratiquement rien sur les autres nids de *Formica rufa*.

Les prélèvements de « Formica rufa » sont-ils représentatifs ?

Admettons, pour la facilité des calculs, que la population de chaque fourmilière soit de 1 000 000 d'individus et que chaque prélèvement corresponde à 1 000 individus (ce qui n'est pas éloigné de la vérité), et cher-

chons la probabilité p_n pour que, dans un tel prélèvement, il y ait au moins 1 fourmi active, en supposant qu'il y a n fourmis actives dans la colonie et que n est petit devant le nombre de fourmis de la colonie.

Dans ce cas, la probabilité pour qu'une fourmi soit inactive est : $1 - \frac{n}{1\,000\,000}$; et la probabilité pour que les 1 000 fourmis prélevées soient inactives est :

$$q_n = \left(1 - \frac{n}{1\,000\,000}\right)^{1\,000}$$

qui peut s'écrire :

$$q_n = \left[\left(1 - \frac{n}{1\,000\,000}\right)^{1\,000 \times \frac{1\,000}{n}} \right]^{\frac{n}{1\,000}}$$

$$q_n \simeq \exp. \left(-\frac{n}{1\,000}\right) \text{ puisque } \frac{n}{1\,000\,000} \text{ est faible.}$$

Dans ce cas, la probabilité cherchée p_n est :

$$p_n = 1 - q_n = 1 - \exp. \left(-\frac{n}{1\,000}\right)$$

La courbe représentative de cette fonction est donnée par la figure 2.

De cette courbe, il ressort que la probabilité envisagée est faible tant que le nombre n de fourmis actives est petit, et que, par suite, un tel prélèvement n'a que très peu de chance de représenter l'état réel de la fourmi-lière. On peut donc dire que les procédés par échantillonnage sont faiblement représentatifs tant qu'il n'y a pas, dans la colonie, un nombre important de fourmis actives.

Discussion.

Si ces expériences se sont déroulées en 1961, il nous faut signaler cependant que nous les avons réalisées déjà en 1960 mais dans des conditions fâcheuses (il pleuvait à torrents). Quelques Fourmis (*polycтена*) se déplaçaient pourtant sous les feuilles des pistes. La colonie de *polycтена* avait été marquée en utilisant la même technique qu'en 1961. Nous avons alors remarqué le lendemain (25 mai 1960) une faible activité au scintillac (Victoreen 641) dans la colonie de *rufa* étiquetée J (35-37 cpm, bruit de fond 29-32), peut-être en D (23-24, bdf 20-21), en E (20-22, bdf 17-19) et, chose très curieuse, en L (23-25, bdf 18-20). (Rappelons qu'elle est si éloignée des *polycтена* que nous persistons à rejeter l'hypothèse des échanges, surtout par mauvais temps).

En 1961, le temps était fort beau au moment des expériences, et nos résultats sont beaucoup plus clairs. Il nous semble qu'on peut en tirer les conclusions suivantes :

La radio-activité est interne : c'est-à-dire qu'on peut rejeter l'hypothèse d'une contamination du corps par les produits radio-actifs; en effet, les pattes, la tête et le thorax sont inactifs, seul l'abdomen concentre tous les cpm, corrélativement les pistes elles-mêmes ne sont pas actives.

La radio-activité se transmet de polychaeta à rufa. Il nous semble qu'on ne peut échapper à cette conclusion, sur la foi du scintillomètre. Quant à la manière dont cette transmission s'effectue, on peut envisager diverses hypothèses; nous excluons d'abord celle suivant laquelle les *rufa* pourraient se contaminer en traversant les pistes de *polychaeta* : d'abord ces pistes elles-mêmes sont inactives, ensuite la population de *polychaeta* qui s'y déplace est si dense qu'on ne voit pas la possibilité pour une Fourmi d'une autre espèce de les traverser sans se faire houspiller d'importance. Reste alors des attaques possibles des *polychaeta* par les *rufa*, qui les dévoreraient et emporteraient ainsi dans leur colonie des matières radio-actives. Mais, d'après LANGE, ce serait plutôt *polychaeta* qui attaquerait *rufa*; d'autre part, nous n'avons pu constater nous-mêmes ces attaques dans la nature. Peut-être aussi les *rufa* pourraient-elles emporter des matériaux de construction souillés des excréments radio-actifs de *polychaeta*; nous sommes dans l'incapacité d'infirmer cette dernière hypothèse que nous considérons pourtant comme assez improbable. On pourrait penser aussi que les *rufa* fréquenteraient les mêmes pins que *polychaeta* et lécheraient les mêmes pucerons pour en obtenir du miellat; mais nous n'avons pu jusqu'ici mettre en évidence des pistes de *rufa* se dirigeant vers les pins de *polychaeta* et nous n'avons jamais vu de *rufa* sur le tronc de ces pins; nous pensons donc qu'il faut rejeter l'hypothèse d'une régurgitation de matières radio-actives auprès des pucerons, qui serait ensuite absorbée par les ouvrières de *rufa*; rappelons d'ailleurs que la tête d'ouvrières de *polychaeta* très actives est elle-même complètement inactive.

Mais, en 1960, GOSSWALD et KLOFT ont découvert, par le moyen des radio-isotopes, des échanges entre Fourmis d'espèces différentes, appartenant toutes au genre *Formica* (*polychaeta*, *rufa*, *pratensis*). Les échanges paraissent aussi faciles de *polychaeta* à *rufa* que dans le sens opposé. Il est vrai qu'il s'agit ici d'expériences de laboratoire, entre de petits groupes de Fourmis que l'on réunit dans une enceinte de faibles dimensions. Ajoutons incidemment que ces échanges entre insectes sociaux d'espèces différentes ne sont pas sans exemple ailleurs que chez les Fourmis : c'est ainsi que l'*Apis mellifica* peut échanger de la nourriture avec des ouvrières d'*Apis indica*.

Nous retiendrons donc cette dernière hypothèse des échanges buccaux entre les deux espèces dans les conditions naturelles. On peut l'étayer de deux arguments. 1° C'est la seule pour laquelle parle l'expérience, même si elle s'est déroulée au laboratoire; 2° la transmission de la radio-activité à *rufa* est rapide et peut être considérée comme réalisée au bout d'une quinzaine d'heures après le marquage.

Il reste enfin le problème de la radio-activité « spontanée » des fourmilières telle qu'on peut la mettre en évidence avec des appareils très sensibles.

Des études en cours semblent montrer que cette radio-activité serait due au ^{40}K isotope naturellement radio-actif.

Résumé.

Les *Formica polyctena* qui ont reçu un radio-isotope (or radio-actif) l'ingèrent rapidement et peuvent le transmettre aux fourmilières voisines de *Formica rufa*. La radio-activité se localise dans l'abdomen des Fourmis. Il est probable qu'il s'agit d'un échange par voie buccale. Les fourmilières présentent souvent, *avant tout marquage*, une certaine radio-activité très faible, et due sans doute d'après des recherches en cours, à la présence naturelle de potassium dont l'isotope 40 est naturellement radio-actif.

Summary.

When a radioisotope is given to *F. polyctena* field nests the ants become active after a few hours ; the activity is localized in abdomen only ; it can be transmitted to *rufa* nests in the neighbourhood. An oral exchange from *polyctena* to *rufa* is considered as a probable hypothesis. Ants nests show in many occasions, *before* radio-active tracer is given to, a small degree of activity, still unexplained.

Zusammenfassung.

Die Ameisen (*Formica polyctena*) die man mit einem Radioisotop (Radio-Gold) gefüttert hat zeigen nach kurzer Zeit eine messbare Radioaktivität welche an Nachbar-Völker der *Formica rufa* Art übertragen wird. Die Radioaktivität liegt am Abdomen der Ameisen. Es handelt sich wahrscheinlich um einen Futterraustausch. Die Ameisenvölker zeigen oft, auch vor der Fütterung mit Radioisotopen, eine schwache natürliche Radioaktivität dessen Ursache noch ungeklärt bleibt.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN (R.), 1959. — La construction du dôme chez *Formica rufa* (III, *Ins. Soc.*, VI, 307-11).
GOSWALD (K.) et KLOFT (W.), 1960. — Untersuchungen mit radioaktiven Isotopen an Waldameisen (*Entomophaga*, V, 33-43).
LANGE (R.), 1960. — Ueber die Futterzweigabe zwischen Angehörigen verschiedener Waldameisen (*Z. Tierpsych.*, 17, 389-402).
-

EFFETS DU GROUPEMENT SUR L'ACTIVITÉ
ET LA PONTE DU DORYPHORE
LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY
(Col. *Chrysomelidae*)

par

P. GRISON et M^{me} R. RITTER

[Institut National de la Recherche agronomique, Versailles (France).]

1^o Introduction.

En observant dans la nature la distribution des pontes du doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* Say, sur des parcelles homogènes de *Solanum tuberosum*, il nous a semblé que le nombre d'œufs déposés, tantôt sur le feuillage de la Solanée, tantôt sur les plantes adventices, n'était pas toujours en rapport avec le niveau de population d'imagos évalué dans la culture.

Tenant compte, également, de plusieurs observations faites en élevages au laboratoire, nous avons été amenés à envisager, d'une part, l'analyse des effets biologiques variés du groupement d'individus et, d'autre part, la manière dont l'animal subit l'influence de ce groupement.

Bien entendu, nous éviterons la confusion avec les « effets de masse » traduits souvent par des intoxications dues à une surpopulation dans un espace restreint ou dans une atmosphère confinée, ou dues encore à un aliment insuffisant ou souillé.

2^o Méthode expérimentale et observations préalables.

Pendant de nombreuses années, nous avons observé l'activité et le comportement de l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* Say, soit en cages de plein air ou en laboratoire, pour étudier divers aspects de son mode de vie, de son alimentation et de sa reproduction. Le matériel expérimental utilisé a été décrit ailleurs (GRISON, 1952) ; la capacité des bonnettes en grillage (160 cc), la quantité suffisante d'aliment offert et les soins quotidiens apportés aux élevages, ainsi que les conditions extérieures dans lesquelles ceux-ci étaient placés, ne permettent pas de penser que les insectes subissaient des conséquences physiologiques défavorables dues à l'effet de masse.

Les animaux, utilisés dans les expériences relatées ci-dessous, sont tous

prélevés au début de la « phase reproductrice », c'est-à-dire après la période hivernale de diapause (GRISON et LE BERRE, 1953). La *longévit*, dont nous parlons ici, n'est donc pas la longévit imaginale totale depuis la nymphose jusqu'à la sénescence et la mort, mais la survie après l'émergence printanière jusqu'à la mort.

L'évolution pondérale des femelles a été prise en considération, car, pendant la phase reproductrice, le rapport entre le poids et la consommation (« rendement pondéral ») est meilleur chez les individus groupés, c'est-à-dire que les besoins alimentaires de ceux-ci sont beaucoup plus faibles pour une évolution pondérale analogue (fig. 1).

Dans la relation présentée dans le graphique de la figure 1, la grande divergence des courbes de consommation se situe seulement durant la

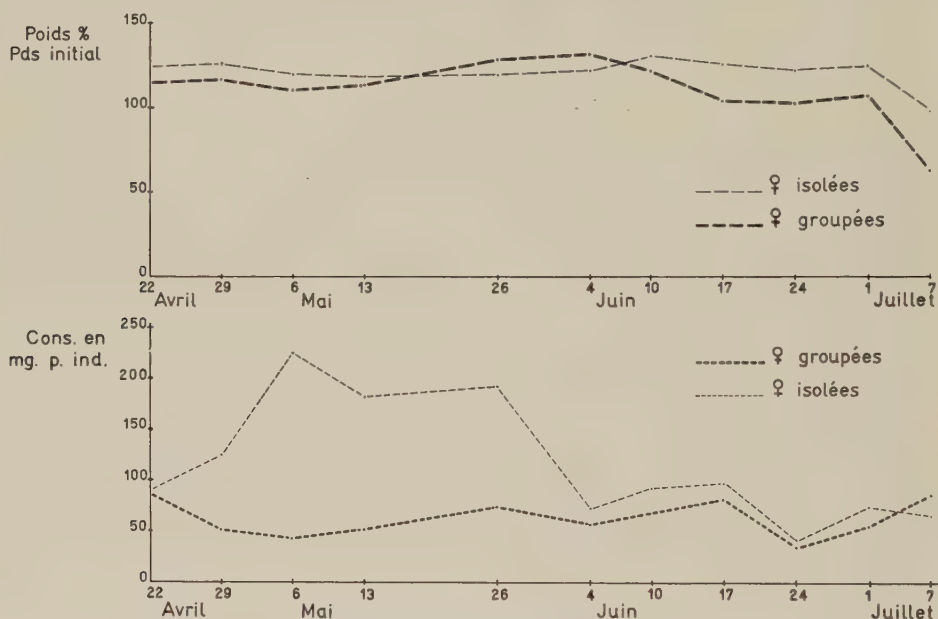


Fig. 1. — Consommation et évolution pondérale moyennes de femelles isolées et groupées par 5 individus.

première moitié de la phase reproductrice, c'est-à-dire pendant la période de ponte intense. En sorte que, lorsque celle-ci cesse et que les courbes de consommation des individus isolés et des individus groupés deviennent analogues, nous pouvons considérer, en première approximation, que nous avons une représentation de la « ration d'entretien » nécessaire à l'organisme en état d'équilibre physiologique et chez lequel les échanges d'eau et de matières sont réduits au minimum (BUSNEL, 1939) jusqu'à la sénescence proprement dite ; celle-ci se situe, dans le cas cité, vers le quatre-vingtième jour et se traduit par une diminution brutale du poids de l'insecte ramené aux environs du poids initial (GRISON, 1958).

La *consommation* a été évaluée en surface foliaire de *Solanum tuberosum* de qualité nutritive comparable dans tous les lots, en sorte que le rapport « surface/poids d'aliment consommé » restait à peu près analogue. Nous avons établi une corrélation étroite entre la fécondité et la quantité d'aliment consommé par des femelles isolées (GRISON, 1957 et 1958).

La *fécondité* a été évaluée dans nos essais par le nombre de pontes ou, le plus souvent, par la quantité totale d'œufs pondus par jour. Or, l'analyse statistique montre que nous pouvons accorder autant d'intérêt au nombre de pontes, c'est-à-dire à la valeur représentant la fréquence des émissions d'œufs, qu'à la fécondité exprimée par la quantité d'œufs pondus ; en sorte que l'usage de cette dernière valeur permet de se conformer à la règle établie par la plupart des auteurs.

L'observation préliminaire de la ponte de couples de doryphores groupés par cinq et de celle de couples isolés indique une différence très élevée entre la fécondité des femelles :

La quantité d'œufs pondus pendant quatorze jours est par 10 lots de 1 couple : $231 + 192 + 157 + 127 + 106 + 105 + 77 + 66 + 39 + 0$, soit un total de 1 100 œufs pour 10 femelles et une moyenne de *110 œufs par femelle*; tandis que, par 10 lots de 5 couples, elle est de : $392 + 202 + 191 + 174 + 164 + 107 + 94 + 50 + 43 + 34$, soit un total de 1 451 œufs pour 50 femelles et une moyenne de *29 œufs par femelle*.

Cette réduction considérable de fécondité des femelles, observée dans les lots où les animaux étaient maintenus groupés, méritait une analyse approfondie des relations fécondité-consommation-groupement, sans négliger l'évolution pondérale des insectes.

3^o Résultats expérimentaux.

L'examen séparé de divers processus physiologiques et les constatations faites sur l'influence du groupement nous ont amené à reprendre dans une même expérience les différents faits exposés ci-dessus en vue d'une analyse biométrique permettant de mettre en évidence les corrélations significatives et, s'il y a lieu, l'influence propre du « groupement » des femelles sur leur capacité reproductrice.

Nous avons utilisé la méthode expérimentale habituelle décrite ailleurs et rappelée ci-dessus. L'expérience a débuté le 9 mai 1952 avec des insectes ayant hiverné dans les mêmes conditions en pots d'hibernation placés en plein air et ayant tous émergé du sol à la même date, c'est-à-dire le 8 mai. Les élevages ont été conduits dans des conditions rigoureusement analogues : en chambre climatisée à 25° C et à 75-78 p. 100 d'humidité relative, avec un aliment constitué par des feuilles jeunes de *S. tuberosum* de la variété « Ackersegen » prélevées chaque matin vers 10 heures dans deux cultures successives, c'est-à-dire sur des végétaux toujours en croissance, selon des normes physiologiques et des caractéristiques biochimiques étudiées ailleurs (GRISON, 1957).

TABLEAU I. — ÉVOLUTION PONDÉRALE HEBDOMADAIRE DES 8 LOTS DE FEMELLES ISOLÉES OU GROUPÉES.

En *a* = nombre d'individus vivants, pesés ;En *b* = poids moyen d'un individu en milligrammes ;En *c* = poids moyen en pour-cent du poids initial.

DATES DES PESÉES.		A. LOTS DE FEMELLES ISOLÉES.				B. LOTS DE FEMELLES GROUPÉES.			
		1 à 5	6 à 10	11 à 15	16 à 20	I	II	III	IV
8 mai	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,6 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,2 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,2 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,3 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 132,0 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,7 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 132,7 \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ 131,2 \\ \text{—} \end{array}$
15 mai	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 4 \\ 173,5 \\ 132 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 180,4 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 175,4 \\ 133 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 160,5 \\ 122 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 176,2 \\ 133 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 179,4 \\ 136 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 165,6 \\ 125 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 159,0 \\ 121 \% \end{array}$
22 mai	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 4 \\ 215,5 \\ 164 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 207,3 \\ 158 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 207,4 \\ 158 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 177,5 \\ 135 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 201,2 \\ 152 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 199,4 \\ 152 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 181,0 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 189,0 \\ 144 \% \end{array}$
29 mai	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 4 \\ 200,3 \\ 152 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,0 \\ 136 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 186,3 \\ 142 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 182,2 \\ 139 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 206,2 \\ 156 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 187,8 \\ 143 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 171,5 \\ 129 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 186,0 \\ 141 \% \end{array}$
5 juin	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 212,3 \\ 161 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,0 \\ 136 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 191,0 \\ 145 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 186,5 \\ 142 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 188,8 \\ 143 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 185,8 \\ 141 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 163,0 \\ 123 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 173,0 \\ 132 \% \end{array}$
12 juin	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 188,6 \\ 144 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 186,0 \\ 141 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,3 \\ 136 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,5 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 164,4 \\ 124 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 165,5 \\ 126 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 150,5 \\ 114 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 166,0 \\ 126 \% \end{array}$
19 juin	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 182,6 \\ 138 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 172,0 \\ 131 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 180,6 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,5 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 165,2 \\ 125 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 157,7 \\ 120 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 161,5 \\ 122 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 5 \\ 167,0 \\ 127 \% \end{array}$
26 juin	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 185,6 \\ 141 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 182,0 \\ 138 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 171,3 \\ 130 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 178,8 \\ 136 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 175,0 \\ 133 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 167,8 \\ 127 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 179,0 \\ 136 \% \end{array}$
3 juillet	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 172,3 \\ 131 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 180,0 \\ 137 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 174,8 \\ 133 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 163,6 \\ 124 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 1 \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 158,0 \\ 120 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 155,0 \\ 117 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 164,8 \\ 125 \% \end{array}$
10 juillet	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 3 \\ 152,0 \\ 115 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 159,5 \\ 121 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 151,1 \\ 115 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 155,6 \\ 118 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 153,7 \\ 117 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 156,7 \\ 118 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 169,8 \\ 129 \% \end{array}$
17 juillet	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 2 \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 163,5 \\ 124 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 1 \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 172,3 \\ 131 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 160,0 \\ 122 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 159,1 \\ 120 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 185,8 \\ 141 \% \end{array}$
24 juillet	$\left\{ \begin{array}{l} a \\ b \\ c \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 2 \\ 165,0 \\ 125 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 154,0 \\ 117 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{—} \\ \text{—} \\ \text{—} \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 176,7 \\ 134 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 4 \\ 158,1 \\ 119 \% \end{array}$	$\begin{array}{c} 3 \\ 183,0 \\ 139 \% \end{array}$

Les femelles ont été maintenues en présence de mâles de même origine pendant les six premiers jours de l'expérience, jusqu'au 15 mai.

Cette expérience a porté sur 8 lots de 5 femelles. Les individus ont été répartis dans les lots de façon que les poids initiaux soient à peu près équivalents dans chaque groupe.

Les insectes de 4 lots ont été élevés isolément (lots A) et ceux des 4 autres lots ont été placés en groupe (lots B). On a suivi l'évolution pondérale par des pesées hebdomadaires de chaque individu dans tous les cas grâce au marquage coloré. La longévité individuelle a été facilement déterminée.

L'évolution pondérale hebdomadaire moyenne pour les individus des 8 lots qui sont par ailleurs reproduits dans les graphiques de la figure 2 est indiquée dans le tableau I, tandis que le tableau II donne les valeurs individuelles des poids et des longévités des insectes des deux séries de lots ordonnées par longévités croissantes dans chaque lot. Celles-ci sont généralement supérieures pour les femelles groupées comme lorsqu'elles sont soumises au jeûne (GRISON, LE BERRE, 1953).

TABLEAU II. — POIDS ET LONGÉVITÉS INDIVIDUELS.

Lots.	A. — FEMELLES ISOLÉES.			Lots.	B. — FEMELLES GROUPEES.		
	Poids initial.	Poids maximum.	Longévité.		Poids initial.	Poids maximum.	Longévité.
	(mg)	(mg)	(jours)		(mg)	(mg)	(jours)
(1)	131	—	2	I. 1	121,5	193,5	40
2	125	198	23	2	125,5	215	44
3	140	236	64	3	132	181	52
4	136	211	103	4	142	212	52
5	126	216	124	5	139	242	91
(6)	135,5	214	8	II. 1	125	244	16
7	121,5	211	35	2	129,5	216,5	84
8	145	234	35	3	133,5	183	89
9	128,5	189	82	4	134,5	208	106
10	132,5	208	122	5	136	217	130
11	141,5	236	13	III. 1	130	160	14
12	126	197	35	2	135	199,5	92
13	124,5	207	66	3	139,5	186,5	112
14	125	201	69	4	125	194	122
15	139	213	84	5	134	220	140
(16)	122,5	—	2	IV. 1	125	185	42
17	132,5	212	47	2	133	214	49
18	137	183	120	3	121,5	185,5	90
19	124,5	182	133	4	131,5	217	90
20	140	202	153	5	145	198	98

(1) (6) (16) Il n'a pas été tenu compte de ces individus dans les calculs.

TABLEAU III. — CONSOMMATION ET FÉCONDITÉ PAR LOTS DE 5 FEMELLES.

	Du 9 mai au 12 juin.		Du 13 juin au 24 juillet.		Après le 24 juillet.	
	Cons. tot.	Ponte.	Cons. tot.	Ponte.	Ponte tot.	Longévité.
	(mm ²)	(œufs)	(mm ²)	(œufs)	(œufs)	(jours)
A. — INDIVIDUS ISOLÉS :						
1.....	7 000	784	—	—	784	23
2.....	10 420	1 212	6 025	629	1 893	124
3.....	10 775	1 211	1 225	3	1 214	64
4.....	—	—	—	—	—	—
5.....	8 950	1 232	8 510	1 113	2 625	103
1 ^{er} lot.....	37 145	4 439	15 860	1 745	—	—
6.....	7 965	1 261	5 820	186	1 460	82
7.....	5 325	468	—	—	468	35
8.....	9 120	1 289	5 740	347	1 757	122
9.....	3 100	76	—	—	76	—
10.....	9 915	1 283	—	—	1 288	35
2 ^e lot.....	35 425	4 382	11 560	533	—	—
11.....	9 445	1 447	5 280	572	2 019	66
12.....	8 010	1 040	—	—	1 040	35
13.....	4 300	139	—	—	139	13
14.....	10 475	1 593	9 010	501	2 162	84
15.....	10 000	1 437	3 230	182	1 619	69
3 ^e lot.....	42 230	5 656	17 520	1 255	—	—
16.....	9 210	964	6 570	485	1 530	153
17.....	8 835	861	6 415	673	1 556	133
18.....	9 555	1 084	1 760	73	1 157	47
19.....	7 300	1 113	6 705	575	1 751	120
20.....	—	—	—	—	—	—
4 ^e lot.....	34 900	4 022	21 450	1 806	—	—
<i>Totaux généraux</i>	150 170	18 499	66 390	5 339	—	—
<i>Moyennes :</i>						
<i>par lot.....</i>	37 542	4 625	16 597	1 331	—	—
<i>par femelle...</i>	8 342	1 027	5 532	445	—	—
<i>par femelle et</i>						
<i>par jour.....</i>	262	32,4	149	12,0	—	—
B. — INDIVIDUS GROUPÉS :						
I.....	27 355	1 548	11 095	660	—	—
II.....	24 850	1 677	14 270	307	—	—
III.....	26 210	1 601	15 010	214	—	—
IV.....	25 635	1 598	15 185	723	—	—
<i>Totaux généraux</i>	104 050	6 424	55 560	1 904	—	—
<i>Moyennes :</i>						
<i>par groupe...</i>	26 012	1 606	13 890	476	—	—
<i>par femelle...</i>	5 202	321	3 309	105	—	—
<i>par femelle et</i>						
<i>par jour.....</i>	156	9,6	94	3,2	—	—

La fécondité et la consommation moyennes par vingt-quatre heures n'ont pu être mesurées individuellement que pour les lots A. Cette mesure ne pouvait être faite que globalement pour les lots B (1). De ce fait, il est impossible d'analyser les fécondités par une analyse de covariance, tenant compte de la régression du poids maximum, de la consommation et de la longévité.

On a donc admis que les variances entre individus dans les lots groupés étaient les mêmes que dans les lots isolés. Les régressions ont été calculées uniquement sur les lots à élevage isolé : elles sont hautement significatives pour la longévité et significatives pour la consommation. On a ensuite testé la signification de la différence entre les moyennes des fécondités en A et B, corrigées pour les différences entre les moyennes des variables indépendantes (2).

Il ne paraît pas utile de présenter tous les résultats chiffrés détaillés. Aussi les présentons-nous, d'une part, sous forme de graphiques (fig. 2) établis pour chaque lot avec les moyennes hebdomadaires des trois principales variables, poids, consommation, ponte ; d'autre part, dans le tableau III, en récapitulant les données numériques essentielles à l'interprétation des résultats et particulièrement, dans chacune des séries, pour caractériser les deux périodes de la phase reproductrice mises en évidence dans le graphique de la figure 1.

La comparaison des rapports établis pour les lots A et B entre le poids et la consommation permet de confirmer le meilleur « rendement pondéral » des insectes groupés, comme cela est mis en évidence dans le graphique de la figure 1 en première approximation.

Enfin, le tableau IV rassemble les moyennes générales globales observées dans chacune des séries A et B, ainsi que leurs différences ; celles concernant les fécondités sont indiquées également dans le tableau après correction pour tenir compte des différences entre les autres variables, en fonction des équations de régression. L'estimation des variances de ces différences corrigées permet de tester leur signification au moyen du test t .

(1) D'après J. ARNOUX, qui a procédé à cette analyse biométrique, il convient de remarquer que la moyenne des consommations par vingt-quatre heures des 5 individus constituant un lot A n'est pas une mesure analogue à la consommation par vingt-quatre heures de l'ensemble d'un lot. D'autre part, il a évidemment été impossible de séparer les consommations des femelles en expérience de celles des mâles qui les fécondaient. Pour chaque individu (lots A) et pour chaque lot (lots B), on a observé la consommation totale c en centimètres carrés et le nombre de journées d'alimentation k — (k tient compte de la longévité des femelles et du temps de présence des mâles). La moyenne indiquée dans le tableau IV pour les isolés (A) était :

$$\omega = \frac{\sum \frac{c}{k}}{n} \quad (n \text{ étant le nombre d'individus}).$$

L'impossibilité de mesurer c pour chaque individu d'un groupe empêche de calculer cette moyenne pour les individus B. Les moyennes indiquées dans le tableau IV sont calculées en considérant la consommation et le nombre de journées pour l'ensemble des lots A ou B : $\omega' = \Sigma c / \Sigma k$. Elle peut être calculée aussi bien en B qu'en A. Pour A, elle diffère très peu de ω .

(2) Nous adressons nos bien vifs remerciements à M. Jacques ARNOUX, chef du Service de Biométrie de l'I. N. R. A., pour son interprétation statistique des données expérimentales globales (voir tableau IV).

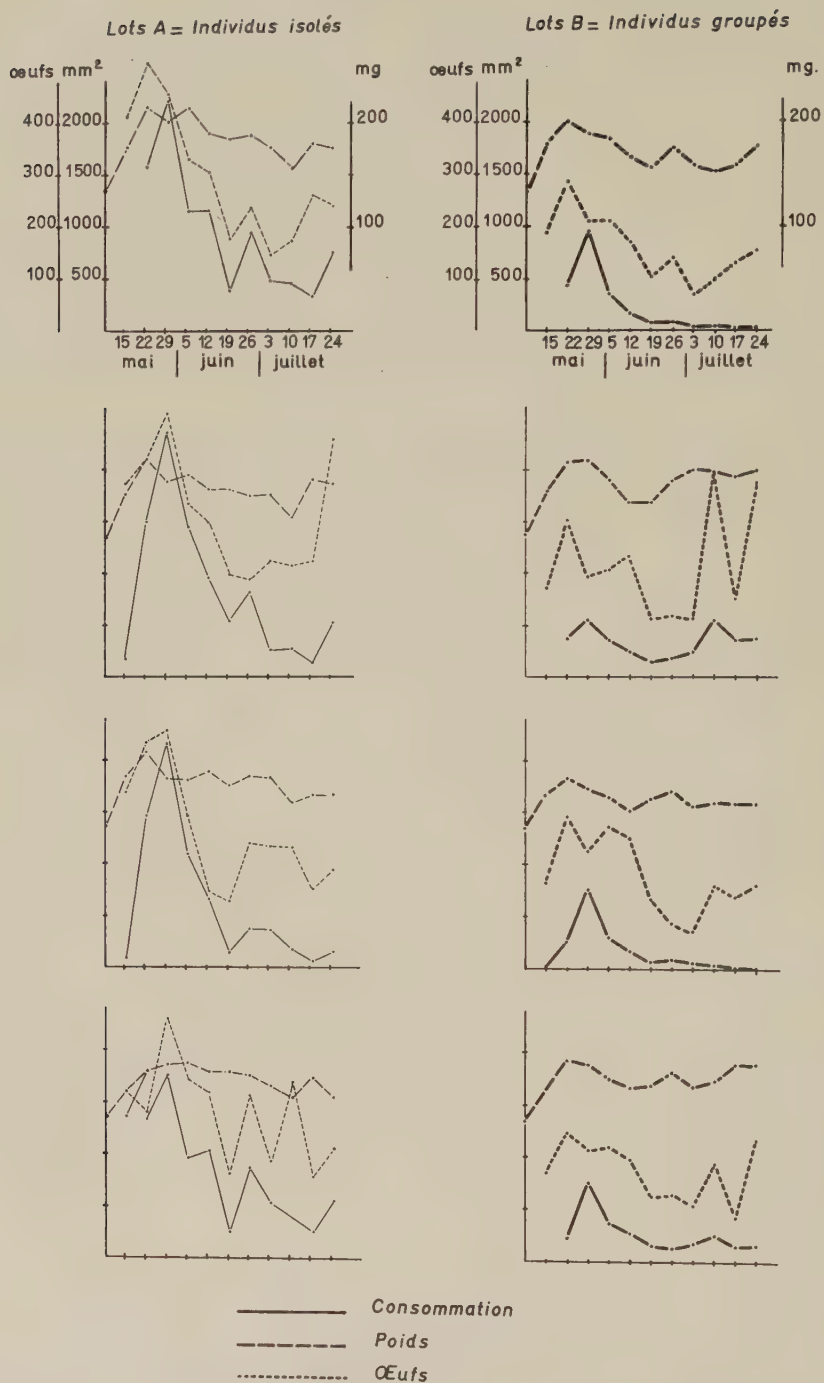


FIG. 2. — Relations Consommation-Poids-Ponte dans les différents lots de femelles de Doryphore isolées et groupées.

TABLEAU IV.

	Moyennes individuelles comparées des individus groupés et isolés.			Correction de la fécondité par régression de :	
	Longévité.	Consom- mation par 24 h.	Fécondité.	longévité et consom- mation.	consom- mation seule.
Lots isolés (A)...	77,4	5,8375	1 440,0		
Lots groupés (B)...	77,6	4,4100	416,8		
Différence (A-B)...	— 0,2	1,4275	1 023,2	646,83	677,30
Test <i>t</i>				2,36 ⁺	2,96 ⁺

En conclusion, la régression de la longévité a une signification plus élevée que celle de la consommation, mais la différence entre lots A et B est pratiquement négligeable, en ce qui concerne la longévité. Au contraire, les lots A et B diffèrent quant à la consommation. Cette différence de consommation explique, en partie, la différence de fécondité observée, puisque la correction ramène cette différence de 1 023 à 677. Cependant, il reste une différence de fécondité significative entre A et B après que l'on a tenu compte de la consommation.

Le groupement semble donc amener un abaissement de fécondité, d'une part, en réduisant la consommation ; d'autre part, suivant un processus qui ne paraît lié à aucune des variables étudiées ici. Ce double effet sur la ponte et la consommation est surtout marqué pendant les quatre premières semaines, c'est-à-dire pendant la période d'activité reproductrice intense.

4^o Discussion.

Notre attention a été surtout retenue jusqu'ici par les modifications de certains processus physiologiques liées aux différences quantitatives dans les échanges nutritifs résultant du groupement. Mais l'analyse nous a montré que d'autres phénomènes devaient intervenir dans la diminution de la fécondité du doryphore, et les processus de comportement qui peuvent être mis en cause (compétition pour le lieu de ponte et réaction d'isolement à l'égard du congénère) résultent vraisemblablement de stimulations sensorielles qui ne peuvent être négligées.

En étudiant les circonstances dans lesquelles le doryphore est amené à déposer ses œufs à la face inférieure des feuilles de pomme de terre (GRISON, 1948), nous avons constaté que la soi-disant « erreur de l'instinct » par

laquelle la ponte peut avoir lieu ailleurs que sur le feuillage de la Solanée ne se produit inéluctablement que lorsque plusieurs femelles sont rassemblées sur un même support végétal.

Nous avons démontré à cette occasion que, chez le doryphore, la structure morphologique ou la nature physico-chimique du support n'ont aucune influence sur le lieu de la ponte, qui est déterminé par un « réflexe de posture ». Parmi les artifices utilisés pour mettre en évidence le déclenchement de cet effet de position, et l'absence de réaction chimiotactique, nous avons, en particulier, enduit différents supports avec des substances variées, tel du jus de feuilles de pomme de terre fraîchement préparé.

Cependant, le groupement de plusieurs femelles amenant une dispersion très hétérogène des pontes dans la cage, il n'était pas exclu de penser, comme l'a généralisé HEINTZ (1955), à une action répulsive des individus entre eux. Nous avons alors enduit les faces inférieures de quelques feuilles d'un rameau de pomme de terre avec du broyat de doryphore fraîchement préparé et nous avons mis soit une femelle, soit un couple en présence de ce rameau ; 4 femelles sur 5 ont déposé leurs œufs sur les folioles non enduites ou sur d'autres supports.

Nous avons été incités à formuler cette hypothèse en nous appuyant sur l'opinion de TOWER (1906), selon laquelle « les imagos du genre *Leptinotarsa* possèdent, entre les bandes noires de leurs élytres, des glandes composées hypodermiques qui sécrèteraient une substance huileuse d'odeur forte et de goût âcre, et qui aurait une propriété « répugnatoire » à l'égard des animaux insectivores ». Nos tentatives d'isolement de cette sécrétion n'ont pas eu de succès et l'utilisation d'un extrait éthéré obtenu à partir d'élytres et incorporé dans la lanoline afin d'être épandu sur le feuillage a donné des résultats comparables à ceux obtenus avec du broyat de doryphores.

Il n'est pourtant pas douteux que le doryphore adulte, à la manière de *Blatella germanica* (CHAUVIN, 1946), est sensible à des stimulations répulsives de nature indéterminée qui l'incitent à s'écarter de ses congénères.

Dans une boîte de Pétri disposons, sur le côté tourné vers la lumière, des imagos collés au baume sur une feuille de pomme de terre et introduisons une femelle en observant ses déplacements : très souvent le phototactisme caractéristique de celle-ci sera inhibé par la présence des insectes et d'une manière d'autant plus accentuée que le nombre en sera plus élevé et que le sexe sera identique.

Dans d'autres séries d'essais (I, II et III), nous avons alors procédé à la comparaison de la fécondité de femelles isolées avec celle de femelles groupées par 4 ou par 10 individus, d'une part (I et II), et à la fécondité de femelles groupées possédant, ou non, leurs antennes, d'autre part (I et III). Précisons que la capacité des enceintes grillagées ainsi que la quantité d'aliment offert étaient nettement plus grandes dans le cas de 10 individus que dans ceux que nous avons étudiés jusqu'à présent pour 4 ou 5 femelles.

On a observé, à la fois, le nombre total d'œufs déposés et le nombre de pontes, pendant une période de treize jours. En vue de rendre les

chiffres comparables, tous les résultats ont été ramenés à la moyenne par individu. Les variances de ces moyennes par individu ont été obtenues en considérant la moyenne par lot comme la somme des n individus constituant le lot (fig. 3).

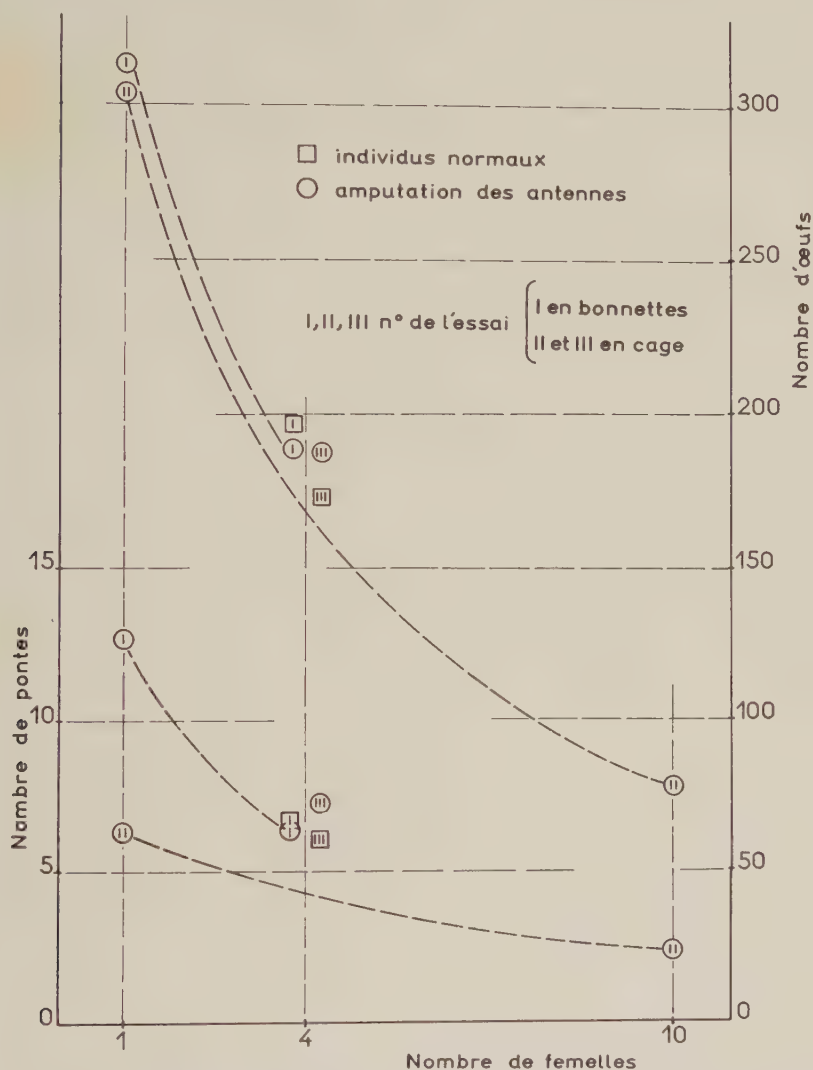


FIG. 3. — Fécondité moyenne du Doryphore (exprimée en nombre d'œufs et en nombre de pontes) en fonction du groupement et de la présence ou de l'absence des antennes.

La signification des différences entre les diverses moyennes de chaque série a alors été testée au moyen de test « t » de Student-Snedecor par J. ARNOUX.

RÉSULTATS OBSERVÉS.

N° d'essai.	Méthode d'élevage.	Antennes.	Quantité d'individus par lot.		Fécondité (sur 13 jours).	
					Nombre d'œufs.	Nombre de pontes.
I	Bonnettes.	Normales.	1	<i>a</i>	313	12,7
		d°	4	<i>b</i>	189	6,5
		Ablation.	4	<i>c</i>	197	6,7
II	Cages.	Normales.	1	<i>a</i>	304	6,3
		d°	10	<i>d</i>	78	2,4
III	Cages.	d°	4	<i>b</i>	189	7,2
		Ablation.	4	<i>c</i>	174	6,1

TEST DES DIFFÉRENCES.

Effet testé.	Contraste.	Essai.	Nombre d'œufs		Nombre de pontes	
			diff.	test.	diff.	test.
Groupement par 4.	<i>a-b</i>	I	124	2,24 ⁺	6,16	6,72 ⁺⁺
— 10.	<i>a-d</i>	II	226	2,15 ⁺	3,93	4,30 ⁺
Ablation antennes.	<i>b-c</i>	I	— 8	1 [—]	— 0,16	1 [—]
— —	<i>b-c</i>	III	15	1 [—]	1,17	1,23 [—]

Ces résultats mettent une nouvelle fois en évidence une réduction de fécondité liée au groupement. Cette réduction paraît être encore accentuée en groupant les femelles par 10 au lieu de 4, au moins en ce qui concerne le nombre d'œufs. Les groupements par 10 et 4 se trouvent dans des séries différentes, on ne peut les comparer directement. Il y a corrélation des résultats entre le nombre de pontes et la quantité d'œufs, malgré l'apparence d'une plus grande variabilité du nombre de pontes.

L'ablation des antennes a une influence négligeable. Il ne faut pas en conclure à l'absence de processus olfactifs dans les échanges de stimuli qui peuvent se manifester par les *sensilla basiconica* des palpes (M. SCHANZ, 1953) : cependant, dans une expérience récente, la palpectomie n'a pas donné de résultats significativement différents.

D'autre part, la compétition pour le lieu de ponte est très nettement mise en évidence dans ces essais où les œufs sont le plus fréquemment déposés en dehors du feuillage de pomme de terre par les femelles groupées :

	Pontes sur feuillage.	Pontes dispersées.
I. 1 femelle isolée (3 essais) ...	11 + 11 + 13	1 + 1 + 1, soit 8 %
4 femelles groupées (<i>id.</i>).....	8 + 0 + 4	20 + 21 + 25, soit 85 %
II. 1 femelle isolée (<i>id.</i>).....	4 + 6 + 7	1 + 0 + 1, soit 10 %
10 femelles groupées (<i>id.</i>).....	8 + 7 + 5	14 + 22 + 16, soit 72 %

Ces constatations sont l'indice, chez la femelle prête à pondre, d'une sorte de « contrainte à l'isolement » exercée par la présence des congénères et qui témoigne de l'exigence d'échanges de stimulations sensorielles entre les individus du groupe, que nous n'avons malheureusement pas encore décelées.

Il est évident que les états physiologiques constituent l'une des sources de stimulations internes, comme nous le montrent les travaux des endocrinologistes. En particulier, lorsque les oviductes sont distendus par l'accumulation des œufs émis par les ovarioles, il doit y avoir, par voie réflexe ou humorale, une sensibilisation de l'organisme entier susceptible de modifier l'acte ou l'attitude de l'animal par rapport aux éléments de son milieu.

Les stimulations émises par les congénères constituent l'un des éléments du milieu habituel ou occasionnel ; elles sont alors l'une des séquences dans la chaîne spécifique de stimuli qui constitue l'impulsion psychophysiologique nécessaire au déclenchement de la ponte. Il semble qu'un point de vue analogue ait été exprimé par MAC LAGAN (1932).

Dans les recherches de F. ALBRECHT et M. VERDIER (1956), la réduction de fécondité, liée au changement de densité de population chez *Locusta migratoria migratorioides* R et F, représente une potentialité à la fois parentale et larvaire, ce qui témoigne de la diversité des mécanismes par lesquels la seule fonction reproductrice peut subir des modifications sous l'effet du groupement des individus.

Le critère de la fécondité peut-il être retenu valablement pour caractériser « l'effet de groupe » au sens de GRASSÉ ? « L'effet de groupe est lié, dit GRASSÉ (1946), à la réception par l'individu de certains stimuli qui émanent de ses semblables. Notre distinction revient à séparer l'action du milieu et l'influence de stimuli sensoriels qu'exercent les uns sur les autres les animaux rassemblés. »

Ainsi compris, l'effet de groupe doit être caractérisé d'abord par les manifestations sensorielles de l'animal, par les « réactions psychiques » dont parle MAC LAGAN (1932). Les modifications enregistrées dans les processus physiologiques (qui peuvent être fondamentales pour la survie des individus et pour la constitution ou le maintien du groupement) représentent seulement l'une des conséquences de l'effet de groupe.

Dans les expériences de comportement rapportées en dernier lieu, sans avoir caractérisé la nature des échanges de stimuli qui existent entre les insectes, nous constatons que *ces échanges tendent constamment à dissocier le groupement* (disons, peut-être, la « foule ») artificiellement provoqué. Dans la nature, nous avons d'ailleurs constaté, sinon une réduction de

fécondité, du moins une dispersion des pontes sur les plantes adventices lorsqu'il y avait un rassemblement suffisamment dense d'imagos sur une parcelle de pomme de terre (GRISON, 1957).

Il est donc préférable d'envisager de simples « rapports de juxtaposition » (CHAUVIN, 1952) dont la finalité des conséquences biologiques n'est pas prise en considération : nous pensons, notamment, à la notion de « densité optimum » d'une population rappelée par le professeur EMERSON dans une intervention orale, mettant en jeu des mécanismes régulateurs variés. Nous limiterons notre conclusion à constater, chez une espèce habituellement solitaire comme le doryphore, que le rassemblement des femelles induit des modifications physiologiques importantes, particulièrement la diminution de la consommation et la réduction de la fécondité.

Résumé.

Il est établi expérimentalement et analysé biométriquement que des femelles groupées de *L. decemlineata* présentent, par rapport à des femelles isolées :

- une longévité un peu plus grande mais non significativement différente ;
- une consommation beaucoup plus faible ;
- une fécondité considérablement réduite.

La différence de la fécondité n'est pas seulement due à la différence de consommation, mais vraisemblablement à des facteurs inhibiteurs intrinsèques.

Summary.

One of us has previously noted:

On the one hand that the mean fecundity of females grouped in a breeding cage is reduced and that the eggs are deposited else here than on the branch of the potato plant; on the other hand that grouping diminishes the longevity and especially the food consumption of the insects.

We also established a close correlation between the individual food consumption and the fecundity of the females.

We resumed the experimental and simultaneous study of these various factors with lots of 5 grouped females and 5 isolated females. The biometric analysis shows that the "regression" of longevity has a greater meaning than that of food consumption; but the difference between the lots of the isolated and those of the grouped is negligible in respect to longevity.

On the contrary, the food consumption of the two binds of lots is markedly different; this explains in part the great difference in fecundity observed: the mean fecundity of the isolated females is 1.440 eggs, and that of the grouped ones 416 eggs.

Taking into account the difference in fecundity due to the difference in food consumption, the first is reduced statistically from 1.023 to 677 eggs, the latter can be attributed in a significant manner to the effect of grouping.

This phenomenon does not result from an *effet de masse*, but presumably from the effect sensorial stimuli inhibiting certain physiological functions in a species that is typically solitary.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT (F. O.) et VERDIER (M.). — 1956. Le poids et le nombre d'ovarioles chez les larves nouveau-nées de *Locusta migratoria migratorioides* R et F. (*C. R. Acad. Sci.*, 243, 203-205).
- BUSNEL (R. G.). — 1939. Études physiologiques sur le Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Thèse*, Paris, Le François, 207 p.).
- CHAUVIN (R.). — 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. V. L'effet de groupe et la croissance larvaire des Blattes, du Grillon et du Phanéroptère (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, 71, 39-48). — 1952. L'effet de groupe (*Coll. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.*, 34, 81-90).
- GRASSÉ (P.-P.). — 1946. Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, II, 3, 77-116).
- GRISON (P.). — 1948. La ponte du Doryphore et quelques considérations sur l'instinct (*Parasitica*, 4, 2, 73-84). — 1952. Relations entre l'état physiologique de la plante-hôte *Solanum tuberosum* et la fécondité du Doryphore sur *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Trans. IX^e Int. Congr. Ent.*, I, 331-337). — 1957. Les facteurs alimentaires de la fécondité chez le Doryphore (*Ann. Epiphyt.*, III, 3, 305-381). — 1957. Les facteurs du comportement chez l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Thèse Sup. Bull. Biol.*, XLIII, 154 p.). — 1958. L'influence de la plante hôte sur la fécondité de l'insecte phytophage (*Ent. Exp. et Appl.*, I, 2, 73-93).
- GRISON (P.) et LE BERRE (J.-R.). — 1953. Quelques conséquences physiologiques de l' inanition chez l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Rev. Path. Vég. et Ent. Agric.*, 32, 74-86).
- HEINTZ (E.). — 1955. Des répulsifs nouveaux : les « répulsifs spécifiques ». Expériences sur l'Abeille et le Doryphore (*Phytiatrie-Phytopharmacie*, 4, 1, 45-54).
- MAC LAGAN (D. S.). — 1932. The effect of population upon rate of reproduction with special reference to insects (*Proc. Roy. Soc.*, III, 437-454).
- SCHANZ (M.). — 1953. Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers *L. decemlineata* (*Zeitsch. f. vergleich. Physiologie*, 35, 353-379).
- TOWER (W. L.). — 1906. An investigation of evolution in Chrysomelid Beetles of the genus *Leptinotarsa* (*Publ. Carn. Inst. Washington*, 48, 320 p.).

ZUCKERABBAU UNTER DER EINWIRKUNG DER INVERTIERENDEN FERMENTE IN PHARYNXDRUESSEN UND MITTELDARM DER HONIGBIENE (*APIS MELLIFICA L.*).

3. FERMENTWIRKUNG WAERHEND DER UEBERWINTERUNG BEI BIENEN DER *LIGUSTICA*-RASSE

von
Dr. A. MAURIZIO
(*Bienenabteilung, Liebefeld.*)

INHALT

I. — EINLEITUNG	125
II. — METHODIK UND VERSUCHSANORDNUNG	126
III. — ERGEBNISSE	128
1° Verlauf der Hydrolyse von Saccharose und Melezitose bei verschiedenen pH- Werten des Reaktionsmilieus	128
2° Wirkung der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte auf Saccharose, Maltose, Melezitose und Raffinose, quantitative Versuche.....	136
3° Wirkung der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte auf Melibiose und Trehalose, qualitative Versuche.....	164
IV. — ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION DER ERGEBNISSE.....	170
SUMMARY	174
RÉSUMÉ	174
LITERATUR	175

I. — EINLEITUNG

Die bisherigen fermentphysiologischen Untersuchungen haben gezeigt, dass die Wirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene von verschiedenen Faktoren, wie Alter, Rassezugehörigkeit und physiologischer Zustand der Versuchstiere, sowie Zeitpunkt der Versuche abhängig ist (GONTARSKI, 1953, 1954 ; MAURIZIO, 1957, 1959 a). In einem Vorversuch ergaben sich nicht nur Unterschiede der Fermentwirkung zwischen Sommer- und Winterbienen, sondern auch Unterschiede zwischen Bienen desselben Volkes, die im November und im Januar verarbeitet wurden (MAURIZIO, 1959 a). Diese Beobachtung führte zu einer eingehenden Untersuchung über das Verhalten der invertierenden

Fermente der Biene im Verlaufe der Ueberwinterung, die im Winter 1957-58 mit Bienen der italienischen Rasse in Liebefeld ausgeführt wurde.

In den beiden oben angeführten Mitteilungen verfolgte ich die Hydrolyse von 8 Zuckerarten mit Hilfe der qualitativen Papierchromatographie. Die vorliegende Untersuchung umfasst den Abbau von 6 Zuckerarten, wovon 2 qualitativ und 4 quantitativ papierchromatographisch geprüft wurden.

Für ihre Hilfe bei den technischen papierchromatographischen Arbeiten und bei der Auswertung der Resultate möchte ich Fräulein M. ZUBER-BÜHLER und Fräulein M. SCHMITZ bestens danken. Die mit den Versuchen verbundenen bienenzüchterischen Arbeiten wurden von Herrn A. BRÜGGER ausgeführt. Die Photographien von Chromatogrammen stammen von Fräulein H. KOLLMANN; die Kurven wurden von Herrn Dr. L. PINTER gezeichnet.

II. — METHODIK UND VERSUCHSANORDNUNG

Bienenmaterial. — Die Winterversuche wurden mit Bienen der italienischen Rasse (*Apis mellifica* L. var. *ligustica* SPIN.) ausgeführt, die in einem Pflegevolk der dunklen schweizerischen Landrasse überwinterten. Sie stammten von einer Königin, die ich im Frühjahr 1957 durch die freundliche Vermittlung von Fräulein Dr. G. GIORDANI von einem Königinnenzüchter in der Umgebung von Bologna für Versuchszwecke erhalten hatte. Diese Königin wurde Ende August 1957 in einem Volk der Landrasse zugesetzt, drei Wochen darin belassen und dann wieder durch die frühere dunkle Königin ersetzt. Auf diese Weise erhält man weit zahlreicheres und gut erkennbares Bienenmaterial bekannten Alters für Winterversuche, als durch Zusetzen von Hand gezeichneter Herbstbienen.

Von diesen, an ihrer hellen Farbe leicht erkennbaren, im September geschlüpften Bienen wurden vom Oktober bis April jeden Monat Proben erhoben. Die Bienen wurden mit Chloroform getötet, Pharynxdrüsen und Mitteldarm so steril als möglich herauspräpariert und zu Extrakten verarbeitet. Bei der Präparation wurde der Entwicklungsgrad der Pharynxdrüsen eingeschätzt (Methode der Präparation und Einschätzung s. MAURIZIO, 1954, 1957).

Extrakte. — Die Extrakte aus Pharynxdrüsen und Mitteldarm wurden in gleicher Weise hergestellt wie in den beiden ersten Arbeiten (MAURIZIO, 1957, 1959 a). Die Pharynxdrüsen wurden (ganz) im Verhältnis von 10 Bienen (20 Drüsen) auf 1 ml, die Mitteldärme (entleert und zermörsert) im Verhältnis von 2 Därmen auf 1 ml in steriles, destilliertes Wasser eingelegt und 18—20 Stunden bei 30° C. gehalten. Sodann wurden die wässrigen Extrakte steril filtriert und im Verhältnis von 0,5 ml Extrakt mit 1 ml Zuckerlösung gemischt.

Zuckerlösungen. — Die Auswahl der Zuckerarten für die Extraktversuche geschah im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Ernährung der Honigbiene. Gewählt wurden, wie schon in den früheren Versuchen, die sechs Di- und Trisaccharide, die in den natürlichen von der Biene gesammelten Rohstoffen (Nektar, Honigtau) und in den Bienenprodukten (Honig, Winterfutter), primär oder als Hydrolyseprodukte vorkommen, nämlich Saccharose, Maltose, Melezitose, Raffinose, Melibiose und Trehalose. Vier dieser Zucker (Saccharose, Maltose, Melezitose, Trehalose) sind für Bienen süß und verdaulich (GONTARSKI, 1954; MAURIZIO, 1957; PHILLIPS, VOGEL). Raffinose schmeckt nach VOGEL für Bienen nicht süß, wird aber, wie auch ihr Abbauprodukt

Melibiose, sowohl durch das Pharynxdrüsen-, wie durch das Mitteldarmferment der Biene, und durch die Honiginvertase hydrolysiert (MAURIZIO, 1957; WHITE & MAHER). Die in früheren Versuchen geprüfte Lactose, die sich als unverdaulich, und nach VOGEL als unattraktiv für Bienen erwiesen hatte, wurde in der vorliegenden Arbeit nicht mehr aufgenommen.

Die 6 verwendeten Zuckerarten (Saccharose, Maltose, Melezitose, Raffinose, Melibiose und Trehalose) waren chemisch reine Produkte der Firmen MERCK Darmstadt und GURR London. Es wurden davon mit sterilem, destilliertem Wasser 20-prozentige Lösungen mit Beigabe von 1 ‰ Nipagin hergestellt, so dass die Lösungen, nach Mischung mit den Extrakten, je 133 mg Zucker pro 1 ml enthielten.

Zur Abklärung der Frage, welchen Einfluss der pH-Wert des Milieus auf den Verlauf der Hydrolyse ausübt, wurde ein gesonderter Versuch mit Saccharose und Melezitose unternommen, dessen Resultate auf S. 129-136 beschrieben sind. Er zeigte, dass eine Korrektur des pH-Wertes mit Hilfe von Pufferlösungen, in langfristigen Versuchen nur geringe Veränderungen im Ablauf der Hydrolyse bewirkt. Mit Rücksicht auf die Keimfreiheit der Lösungen und zur Vermeidung, der durch Beigaben von Pufferlösungen verursachten Störungen in den Chromatogrammen (s. S. 136), wurden deshalb die Ueberwinterungsserien ohne Korrektur der pH-Werte ausgeführt.

Papierchromatographische Verarbeitung. Die Extrakt-Zuckerlösungen wurden im Thermostaten (30° C.) gehalten und in gewissen Zeitabständen auf Chromatographiepapier gebracht. Da schon die Vorversuche mit Winterbienen eine deutliche Verlangsamung des Hydrolyseablaufes im Vergleich zu Sommerbienen gezeigt hatten (MAURIZIO, 1959 a) wurden die Wintererien auf eine längere Zeitspanne (bis zu 200 Tagen) ausgedehnt.

Für alle Chromatogramme wurde Papier WHATMAN 1 verwendet; als Trennungsmittel diente das Gemisch von n-Butanol-Eisessig-Wasser im Verhältnis 4:1:1 im absteigenden Verfahren, mit einer Durchlaufzeit von 3,5 bis 4 Tagen, bei Zimmertemperatur. Zur Entwicklung der Chromatogramme verwendete ich, wie schon früher, eine 1-prozentige Lösung von p-Anisidin-Hydrochlorid, mit nachfolgender Erhitzung in einem speziellen elektrischen Heizofen, bei 110–120° C. (MAURIZIO, 1957).

Die Chromatogramme der Trehalose- und Melibiose-Serien wurden nur qualitativ ausgewertet, diejenigen der Saccharose-, Maltose-, Melezitose- und Raffinose-Serien, mit der von SULSER beschriebenen photometrischen Methode quantitativ verarbeitet. Diese Methode beruht auf einer direkten photometrischen Messung der entwickelten Zuckerflecke mit Hilfe einer an das Multiflex-Galvanometer LANGE angeschlossenen Selen-Photozelle (Leukometer). Für alle Einzelheiten der Leukometermethode sei auf die Arbeit SULSER verwiesen.

Die Vergleichs-Standardlösungen, welche die Zuckerarten in Mengen von 25, 50, 100 und 200 mcg (berechnet auf das Pipettenvolumen) enthalten, werden in der Randpartie, die zu untersuchenden Extraktlösungen in der Mittelpartie des Chromatogramms

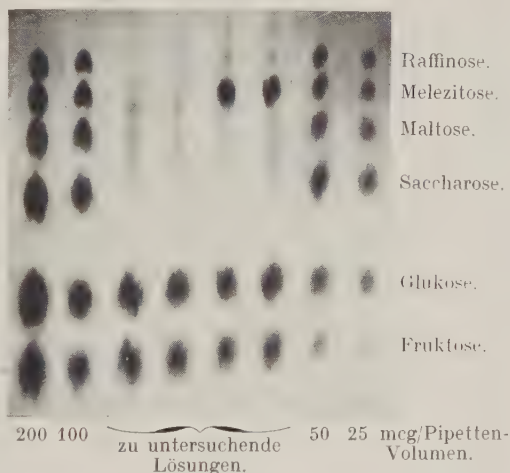


ABB. 1. — Schema eines Chromatogramms für die Leukometermethode. In den Randpartien Abstufungen der Vergleichszucker-Lösungen, in der Mittelpartie die zu untersuchenden Lösungen.

aufgelegt (Abb. 1). Nach Entwicklung des Blattes werden die Flecke der einzelnen Zuckerarten mit dem Leukometer gemessen, wobei ein freies Feld in der Nähe der Flecke als Blindwert dient. Um die Schwankungen zwischen den einzelnen Messungen möglichst einzuschränken, wurden die Extraktlösungen in je 2 Parallelpunkten aufs Papier gebracht, die Chromatogramme in 2 Wiederholungen geführt und die Flecke auf beiden Papierseiten gemessen. Jedes Resultat ist demnach ein Mittelwert aus 8 Messungen von 4 Zuckerflecken.

Die Galvanometerablesungen der Vergleichs-Zuckerflecke ergeben, auf halblogarithmischem Papier aufgetragen Eichkurven, auf welchen die Werte der Zuckerflecke der geprüften Lösungen in mcg pro Pipettenvolumen abgelesen werden. Mit dem bekannten Pipettenvolumen umgerechnet, ergeben sich daraus die Zuckermengen in mg/ml der Lösung.

Es wurden jeweils alle in messbaren Mengen erschienene Zuckerflecke quantitativ bestimmt. Die sechs in der Standardlösung enthaltenen Zuckerarten, Fruktose, Glukose, Saccharose, Maltose, Melezitose und Raffinose konnten direkt auf den entsprechenden Eichkurven abgelesen werden. Gewisse Schwierigkeiten bereitet die quantitative Bestimmung der zusätzlichen, in der Standardlösung nicht enthaltenen Zuckerarten, die während der Hydrolyse neu entstehen. Diese Schwierigkeit wurde überbrückt indem die Flecke dieser Zucker auf den Eichkurven der im Chromatogramm am nächsten gelegenen Zuckerarten abgelesen wurden. Zum Beispiel in den Saccharose- und Maltose-Serien die beiden direkt unter- und oberhalb der Maltose lokalisierten Flecke (unbekanntes Disaccharid und Isomaltose) auf der Maltose-Eichkurve; der zwischen Melezitose und Raffinose liegende Fleck (α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid) auf einer Mischkurve aus Melezitose und Raffinose; alle auf der Höhe der Raffinose und darüber erscheinende Zuckerflecke wurden auf der Raffinosekurve abgelesen. In der Melezitose-Serie wurden die während der Hydrolyse gebildeten Turanoseflecke auf der Saccharose-Eichkurve gemessen; die höhermolekularen Zuckerflecke, je nach der Lage auf der Melezitose- oder Raffinose-Kurve. In den Raffinose-Serien konnten die Abbauprodukte Melibiose und Galaktose auf eigenen Eichkurven abgelesen werden, indem in diesen Chromatogrammen zwei verschiedene Standardlösungen verwendet wurden, deren eine Melezitose und Glukose, die andere Melibiose und Galaktose enthielt.

Man muss sich dabei bewusst bleiben, dass eine Ablesung der Galvanometer-Werte auf artfremden Eichkurven mit gewissen Fehlern verbunden ist. Da jedoch die während der Hydrolyse neu entstehenden Zuckerarten in reinem Zustand nicht erhältlich sind und deshalb nicht in die Standardlösungen aufgenommen werden können, bildet eine indirekte Ablesung die einzige Möglichkeit einer annähernd richtigen quantitativen Erfassung.

In den nachfolgenden Tabellen werden die Werte der zusätzlichen Zuckerarten separat angeführt; zum Teil wurden sie mit den Werten bekannter Zuckerarten zusammengezogen, zum Teil in selbständigen Gruppen dargestellt. Die Bezeichnungen, unter welchen diese Zuckerarten geführt werden, sind in den Legenden der Tabellen zusammengestellt.

Die Resultate der quantitativen Bestimmungen wurden zuerst in mg/ml der Lösung berechnet (s. oben) und dann in Prozenten des Gesamtzuckers ausgedrückt. Als Gesamtzucker (100 %) wird dabei die Summe aller gemessenen Zuckerarten (in mg/ml der Lösung) angenommen. Eine Umrechnung in Prozente ist notwendig, um eine einheitliche und direkt vergleichbare Basis für die Ergebnisse der verschiedenen Versuchsserien zu schaffen. In einem Teil der Tabellen ist ausserdem das gegenseitige Verhältnis der Hydrolyseprodukte angegeben.

III. — ERGEBNISSE

1° Verlauf der Hydrolyse von Saccharose und Melezitose bei verschiedenen pH=Werten des Reaktionsmilieus. — Die invertierenden

Fermente der Pharynxdrüsen und des Mitteldarmes der Bienen besitzen verschiedene optimale pH -Bereiche der Wirksamkeit. Der optimale Bereich für das Pharynxdrüsenferment liegt nach GONTARSKI zwischen pH 5,9 und 6,4 (Mittelwert 6,3), für das Mitteldarmferment zwischen 4,4 und 4,8 (Mittelwert 4,6). Es stellte sich deshalb die Frage, wieweit der Verlauf der Hydrolyse in langfristigen Versuchen durch die pH -Verhältnisse der Extrakt-Zuckerlösungen beeinflusst wird. Zur Abklärung dieser Frage unternahm ich einen Versuch mit Winterbienen, in welchem die Hydrolyse von Saccharose und Melezitose parallel verfolgt wurde, in den ursprünglichen Lösungen und in Lösungen deren pH in bestimmten Zeitabständen mit Hilfe von Puffern auf den optimalen Wert eingestellt wurde.

Als Pufferlösung diente das Gemisch nach McIlvaine, bestehend aus verschiedenen Mengen von Zitronensäure und Natriumphosphat (FUHRMANN, s. auch GONTARSKI, 1957). Die pH -Bestimmungen erfolgten mit Hilfe von Lyphanpapieren im Bereiche von pH 1,0-8,7 (L. 651, 656, 662-8, 665-8, 666-8, 671-8).

Die Extrakte und Zuckerlösungen wurden wie oben beschrieben (S. 126) hergestellt und in je 2 Parallelröhrchen abgefüllt. Die erste pH -Messung erfolgte 10 Minuten nach der Mischung der Extrakt- und Zuckerlösungen, die späteren nach 10 und 24 Stunden, 3, 10, 21, 35, 56 und 70 Tagen. Das eine Parallelröhrchen blieb unverändert, im andern wurde durch Zugabe von Pufferlösungen jeweils der optimale pH -Wert eingestellt (6,3 für die Drüsenextrakt-, 4,6 für die Darmextrakt-Lösungen). Gleichzeitig wurden die Lösungen auf Chromatographiepapier gebracht und wie oben beschrieben quantitativ verarbeitet. Die Resultate dieses Versuches sind in den Tabellen 1—3 und den Abbildungen 2, 3, 4 und 4 a dargestellt.

Zu Beginn des Versuches betrugen die pH -Werte für die Saccharoselösungen mit beiden Extrakten 6,3, für die Melezitoselösung mit Pharynxdrüsenextrakt 6,3, mit Mitteldarmextrakt 6,5 (s. Tab. 1). Sie lagen demnach für das Pharynxdrüsenferment innerhalb, für das Mitteldarmferment ausserhalb des optimalen Wirkungsbereiches. In den nicht korrigierten Lösungen des Pharynxdrüsen-Extraktes fielen die pH -Werte innerhalb der ersten 24 Stunden auf 4,0 resp. 5,3, erreichten nach 3 Tagen Werte von 3,0 resp. 4,0 und blieben dann bis zum Abschluss unverändert. In den Lösungen des Mitteldarm-Extraktes ging die Ansäuerung langsamer vor sich und blieb für Saccharose bei 5,0-4,8, für Melezitose bei 6,3 stationär (Tab. 1, Abb. 2, 3). Somit lagen die pH -Werte der unkorrigierten Lösungen des Drüsenextraktes, sowohl für Saccharose, wie für Melezitose schon nach 24 Stunden weit unterhalb des optimalen Bereiches. In den Lösungen des Darmextraktes blieben die pH -Werte für Melezitose oberhalb des optimalen Bereiches. Nur in den Darmextraktlösungen mit Saccharose verlief die Kurve der pH -Werte, im unveränderten und gepufferten Zustand vom 10. Tag an sehr ähnlich und blieb annähernd innerhalb des optimalen Bereiches (Abb. 2, 3).

TABELLE 1. — pH-WERTE DER EXTRAKTLÖSUNGEN IM VERLAUFE DER HYDROLYSE.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN.	SACCHAROSE-SERIE.				MELEZITOSE-SERIE.			
	Pharynxdrüsen- extrakt		Mitteldarm- extrakt		Pharynxdrüsen- extrakt		Mitteldarm- extrakt	
	unge- puffert.	ge- puffert.	unge- puffert.	ge- puffert.	unge- puffert.	ge- puffert.	unge- puffert.	ge- puffert.
10 Minuten	6,3	6,3	6,3	6,3/4,6*	6,3	6,3	6,5	6,5/4,6*
1 Stunde	6,0	6,0	6,3	4,4	6,3	6,1	6,7	4,6
10 Stunden	4,6	5,7	6,1	4,4	6,3	6,3	6,7	4,6
24 Stunden	4,0	4,8/6,3*	6,1	4,4	5,3	5,9/6,3*	7,3	4,5
3 Tage	3,0	4,0/6,1	6,1	4,5	4,0	6,5	7,3	4,6
10 Tage	3,0	3,6/6,1	5,0	3,4/4,8	4,0	5,3/6,3	7,3	4,1/4,9
21 Tage	3,0	4,2/6,3	5,0	4,2/4,8	4,0	6,3	7,3	5,0/4,6
35 Tage	3,0	5,2/6,1	4,8	4,2/4,6	3,8	6,3	6,3	5,0/4,6
56 Tage	3,1	5,7/6,1	4,8	4,2/4,9	4,0	6,3	6,3	4,6

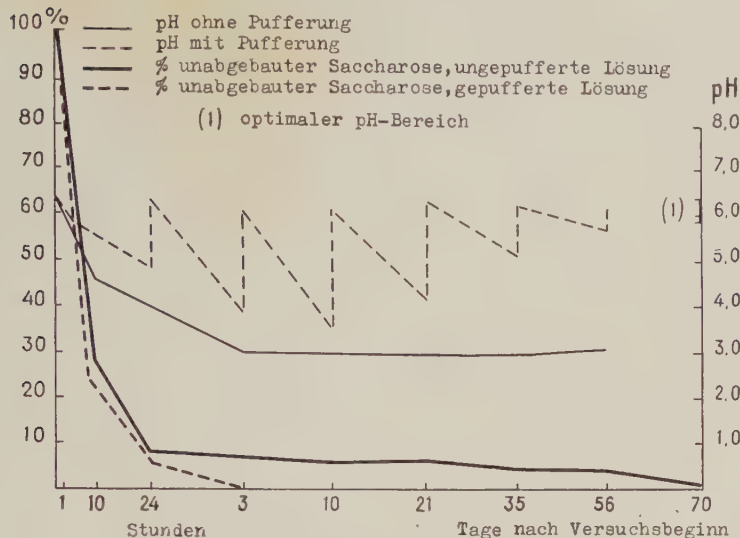
* Gemessener Wert/mit Pufferlösung eingestellter Wert.

Trotz der grossen Unterschiede der pH -Werte verlief der Abbau der Saccharose und Melezitose in den gepufferten und ungepufferten Extraktlösungen sehr ähnlich. Innerhalb der ersten 24 Stunden ergaben sich z. B. für den Saccharoseabbau durch das Pharynxdrüsenferment in beiden Lösungen fast die gleichen Prozentwerte. Der Hauptunterschied bestand darin, dass in der korrigierten Lösung der Saccharoseabbau nach 3 Tagen praktisch abgeschlossen war, während in der unkorrigierten geringe Saccharosemengen noch nach 70 Tagen nachweisbar blieben. Wie spätere Versuche zeigten, ist jedoch die Saccharose-Hydrolyse auch in ungepufferten Lösungen gelegentlich schon nach 3—10 Tagen praktisch abgeschlossen (Tab. 5, Aprilserie). Fast identisch waren dagegen die in den Parallel-Lösungen des Darmextraktes gefundenen Mengen der unabgebauten Saccharose, die nach dem 35. Tage sogar einen gewissen Vorsprung in der nicht korrigierten Lösung erkennen liessen (Tab. 2, Abb. 2).

In den Parallel-Lösungen mit Melezitose waren die ersten Anzeichen der Hydrolyse erst in den Proben nach 3 Tagen festzustellen. Der Abbau verlief parallel, mit einem geringen Vorsprung in den Lösungen mit korrigiertem pH (Tab. 3, Abb. 3).

Auch die Verteilung und der prozentuale Anteil der gebildeten Abbauprodukte sind in den Parallel-Lösungen sehr ähnlich. Das Fruktose/Glukose-Verhältnis blieb in beiden Saccharose-Lösungen des Drüsenextraktes mit Werten von 0,97—2,05 gut ausgeglichen, nur in der letzten Probe der gepufferten Lösung stieg es auf 2,49. Zwischen den beiden Lösungen mit Darmextrakten sind gewisse Unterschiede vorhanden, indem in

A. — PHARYNXDRÜSENEXTRAKT



B. — MITTELDARMEXTRAKT

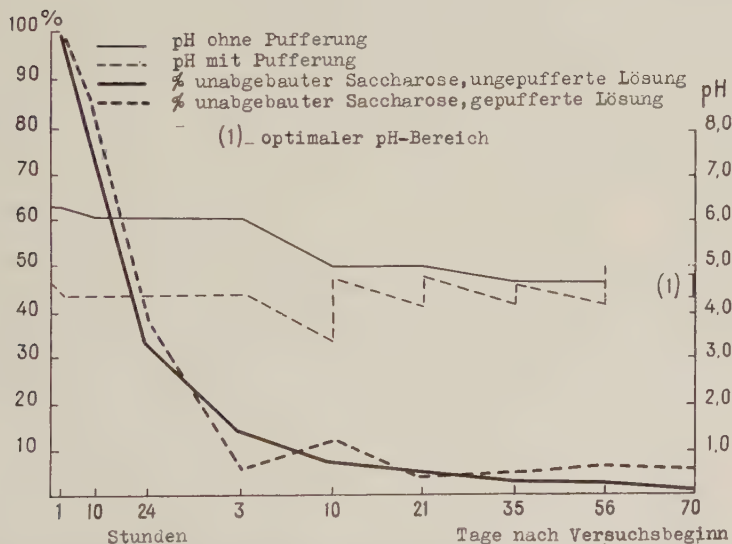


ABB. 2. — Verlauf des Saccharoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen (A)- und Mitteldarm (B)-Extraktes, bei verschiedenen pH-Werten des Reaktionsmilieus (zu Tab. 2).

der korrigierten bis zum Versuchsabschluss wesentlich mehr Fruktose als Glukose gebildet wurde. In den Melezitose-Lösungen war stets mehr Glukose als Fruktose vorhanden, wobei das Verhältnis in den Lösungen mit korrigiertem pH etwas zugunsten der Glukose verschoben war (Tab. 2, 3).

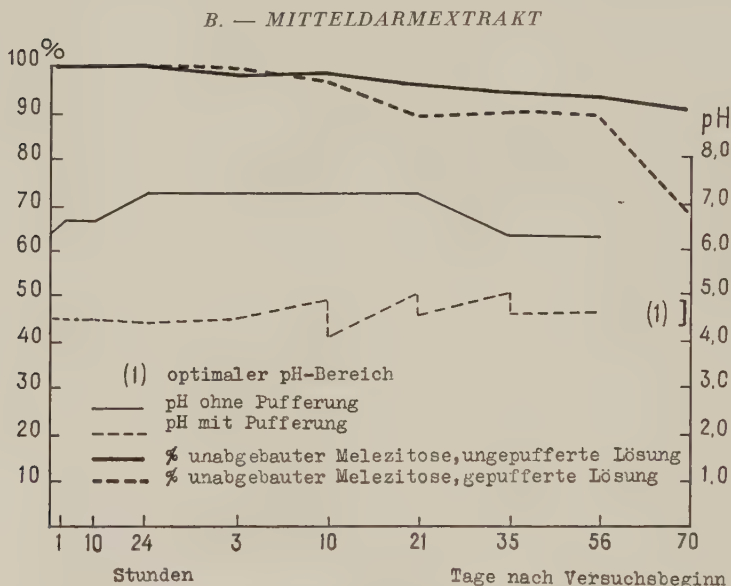
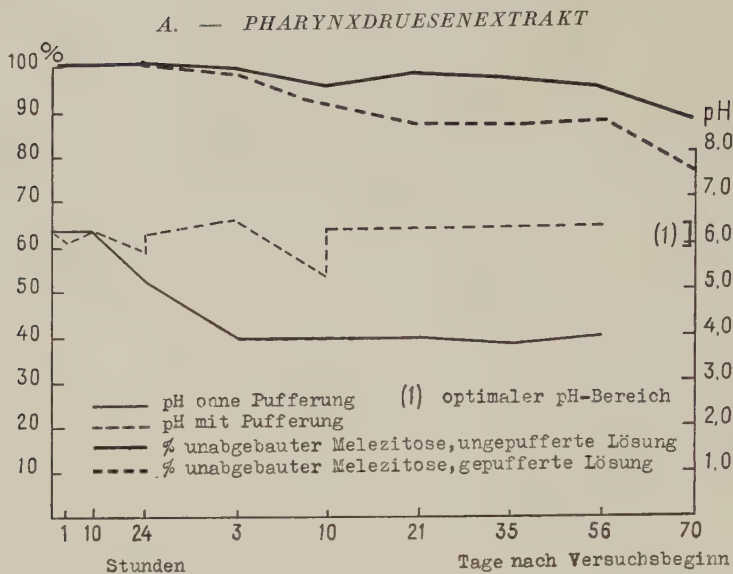


ABB. 3. — Verlauf des Melezitoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen (A-) und Mitteldarm (B)-Extraktes, bei verschiedenen pH-Werten des Reaktionsmilieus (zu Tab. 3).

Die Flecke der Abbauprodukte erschienen in den Chromatogrammen der korrigierten und unkorrigierten Lösungen gleichzeitig und mit fast gleichem prozentualen Anteil. Eine Ausnahme bilden die Werte des Trisaccharids „a“ (α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid) des Darmextraktes, die in der gepufferten Lösung anfangs niedriger, gegen Abschluss der Hydrolyse aber höher waren als in der unkorrigierten.

TABELLE 2. — VERLAUF DER SACCHAROSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES, BEI VERSCHIEDENEN pH-WERTEN DES REAKTIONSMILIEUS (pH-WERTE, S. TAB. 1; ABBAUPRODUKTE, S. ERKLÄRUNG ZU TAB. 5).

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT UNGEPUFFERT.								PHARYNXDRÜSENEXTRAKT GEPUFFERT.							
	Zuckerarten in %.								Zuckerarten in %.							
	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid « b ».	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid « b ».	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr/Gl.
1 Stunde	12,4	10,3	72,5		4,8			1,20	10,7	11,0	72,6		5,7			0,97
2 Stunden	19,1	16,5	57,4		7,0			1,15	18,8	17,3	52,7		11,2			1,09
5 Stunden	32,7	25,9	36,4		4,8			1,26	40,8	34,9	36,1		8,2			1,16
10 Stunden	36,6	30,6	28,8		4,0			1,19	36,6	34,9	23,6		4,9			1,04
24 Stunden	45,2	43,1	8,2		3,5			1,04	45,2	43,8	7,1		3,9			1,03
3 Tage	51,0	41,2	7,8					1,23	57,6	42,4						1,35
10 Tage	54,8	39,3	5,9					1,39	52,0	48,0						1,05
21 Tage	53,3	39,2	7,5					1,39	64,2	35,8						1,79
35 Tage	61,4	33,7	4,9					1,82	67,1	32,9						2,03
56 Tage	51,5	44,1	4,4					1,16	67,3	32,7						2,05
70 Tage	53,9	41,3	4,6					1,30	71,4	28,6						2,49
1 Stunde 2 Stunden 5 Stunden 10 Stunden 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 35 Tage 56 Tage 70 Tage	MITTELDARMEXTRAKT UNGEPUFFERT.								MITTELDARMEXTRAKT GEPUFFERT.							
	Zuckerarten in %.								Zuckerarten in %.							
	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid « b ».	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid « b ».	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr/Gl.
1 Stunde	4,3	98,9			1,1			8,56	0,8	100	98,2		1,0			8,60
2 Stunden	4,4	93,7			5,0			7,29	4,3	0,5	90,0		5,2			3,94
5 Stunden	8,9	85,6			10,0			5,6	5,6		87,8		6,6			5,00
10 Stunden	27,4	72,7			18,4			4,5	4,5		36,1		26,1			3,94
24 Stunden	27,4	33,1		8,6	27,7	2,6		12,3	12,3		6,8		23,7	0,7		2,38
3 Tage	42,3	5,8		11,8	23,0	5,0		48,5	48,5		8,0		8,0	8,2		3,21
10 Tage	40,4	8,6		4,6	15,6	2,7	3,0	1,77	38,9	16,2	11,2		9,0	2,5	4,7	3,24
21 Tage	45,0	22,8		4,5	16,0	2,7		1,79	61,5	19,1	6,6		8,0	2,5		3,52
35 Tage	45,3	31,0		2,7	14,1	3,6	2,0	1,27	48,7	15,0	4,0		5,3	6,6	1,1	3,52
56 Tage	44,2	35,5		5,6	7,8	2,4		1,24	33,5	9,5	5,3		4,8	5,8	0,7	6,24
70 Tage	48,1	32,9		6,2	10,0	2,0		1,46	36,2	5,8	5,2		4,8	6,6	0,2	

TABELLE 3. — VERLAUF DER MELEZITOSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES, BEI VERSCHIEDENEN pH-WERTEN DES REAKTIONS-MILIEUS (pH-WERTE, S. TAB. 1; ABBAUPRODUKTE, S. ERKLÄRUNG ZU TAB. 7).

PHARYNXDRÜSENEXTRAKT UNGEPUFFERT.													PHARYNXDRÜSENEXTRAKT GEPUFFERT.												
Zuckerarten in %.													Zuckerarten in %.												
Verhältnis Fr/Gl.													Verhältnis Fr/Gl.												
Fruktose.													Fruktose.												
Glukose.													Glukose.												
Turanose.													Turanose.												
Melezitose.													Melezitose.												
Oligosaccharide.													Oligosaccharide.												
100													100												
100													100												
100													100												
100													100												
100													100												
99,1													97,3												
96,1													5,0												
97,0													91,0												
96,7													87,3												
93,6													86,9												
86,8													87,3												
0,9													11,3												
2,0													5,0												
1,8													6,9												
2,3													6,4												
1,8													6,7												
6,6													11,3												
4,9													2,1												
1,2													4,3												
4,0													4,8												
1,2													3,8												
3,4													5,0												
0,95													0,42												
0,67													0,62												
0,43													0,75												
0,67													0,57												
0,51													0,44												
MITTELDARMEXTRAKT UNGEPUFFERT.													MITTELDARMEXTRAKT GEPUFFERT.												
Zuckerarten in %.													Zuckerarten in %.												
Verhältnis Fr/Gl.													Verhältnis Fr/Gl.												
Fruktose.													Fruktose.												
Glukose.													Glukose.												
Turanose.													Turanose.												
Melezitose.													Melezitose.												
Oligosaccharide.													Oligosaccharide.												
100													100												
100													100												
100													100												
100													100												
100													100												
97,3													97,7												
96,6													96,0												
95,1													89,0												
93,9													89,7												
92,4													88,5												
89,6													68,9												
2,7													2,3												
2,4													3,3												
2,6													7,0												
3,2													6,4												
4,3													7,3												
5,7													17,7												
4,0													0,7												
1,4													2,8												
2,1													3,6												
2,2													2,7												
3,4													7,0												
0,42													0,21												
0,54													0,40												
0,66													0,3												
1,1													1,5												
1,3													6,2												

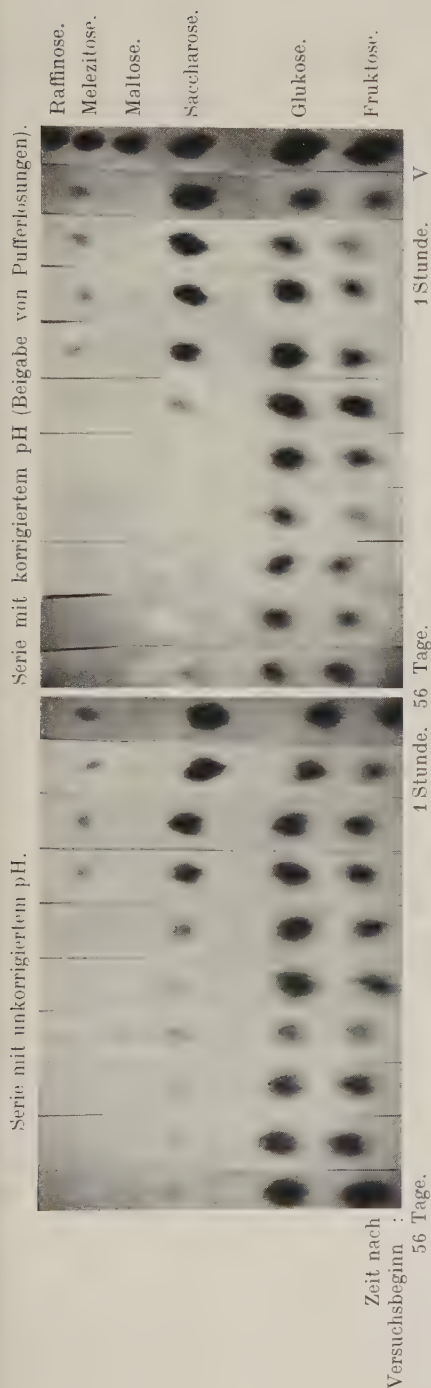


Abb. 4. — Verlauf der Hydrolyse von Saccharose unter der Wirkung des Pharynxdrüsenextraktes, bei verschiedenen pH-Werten des Reaktionsmilieus.

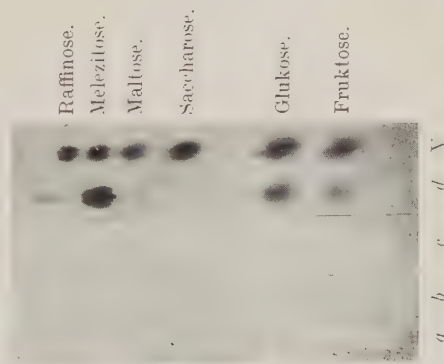


Abb. 4 a. — Chromatographisches Bild der verwendeten Pufferlösungen [in den Chromatogrammen der Pufferlösung (c) und der Natriumphosphatlösung (a) zusätzliche Flecke sichtbar].
a = Natriumphosphatlösung rein.
b = Zitronensäurelösung rein.
c = Pufferlösung bei pH 8,0.
d = mit Pufferlösung auf den optimalen pH-Wert eingestellte Melezitoselösung mit Pharynxdrüsenextrakt nach 56 Tagen.
V = Vergleichszuckerreihe.

Während demnach eine Korrektur der pH -Werte mit Hilfe von Pufferlösungen nur geringe Verschiebungen im Ablauf der Hydrolyse zeitigte, äusserte sie sich deutlich im Bild der Chromatogramme. Bei höheren Beigaben von Pufferlösungen, die gegen Abschluss der Hydrolyse zur Einstellung des optimalen pH -Wertes nötig wurden, erschienen in den Chromatogrammen mehrere zusätzliche, nicht aus der Zuckerlösung stammende Flecke, nämlich ein positiver Fleck auf der Höhe der Saccharose und je ein darüber und darunter lokalisierter negativer Fleck (Abb. 4). Chromatogramme der reinen Pufferlösungen zeigten, dass diese Flecke für die Natriumphosphatlösung charakteristisch sind, während die Zitronensäure-Lösung bei der von mir verwendeten Methode (Lauf- und Entwicklungsmittel) keine Flecke in den Chromatogrammen hinterlässt (Abb. 4 a). Das Erscheinen zusätzlicher, aus den Pufferlösungen stammender Flecke kann bei der quantitativen Verarbeitung zu unangenehmen Störungen und einer Verfälschung der Resultate führen.

Um solche Störungen zu vermeiden, und auch mit Rücksicht auf die Sterilhaltung der Extrakt-Zuckerlösungen ist deshalb in langfristigen Hydrolyseversuchen mit papierchromatographischer Auswertung von einer Korrektur der pH -Werte mit Hilfe von Pufferlösungen abzuraten. Dies umsomehr, als Schwankungen des pH -Wertes des Reaktionsmilieus in solchen Versuchen offenbar keine prinzipiellen Unterschiede im Hydrolyseablauf und dem Spektrum der gebildeten Abbauprodukte zur Folge haben. Wichtig bleibt dagegen die Einhaltung des optimalen pH -Bereiches in zeitlich begrenzten Fermentversuchen mit kolorimetrischer Auswertung, in welchen die Resultate durch Schwankungen des pH -Wertes des Reaktionsmilieus stark beeinflusst werden können (GONTARSKI, 1954).

2° Wirkung der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte auf Saccharose, Maltose, Melezitose und Raffinose im Verlaufe der Ueberwinterung (quantitative Versuche). — Der Verlauf der Hydrolyse der vier Zuckerarten unter dem Einfluss der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte aus Bienen zu verschiedenen Zeitpunkten der Ueberwinterung wird im folgenden anhand der quantitativen Resultate der Papierchromatographie dargestellt (Tabellen 5—8, Abb. 5—12).

Da der Entwicklungs- und Sekretionszustand der Pharynxdrüsen Einfluss hat auf die Wirksamkeit des Fermentes, wurden die herausprä-

TAB. 4. — MITTELWERTE DES ENTWICKLUNGSGRADES DER PHARYNXDRÜSEN DER BIENEN IN DEN EINZELNEN PROBEHAHMEN WAHREND DES WINTERS (BEWERTUNGSSKALA, S. MAURIZIO, 1954).

DATUM DER PROBEHAHME	3.10	4.11	2.12	12.1	14.2	24.3	28.4
ENTWICKLUNGSGRAD DER PHARYNXDRÜSEN	3,75	3,60	3,55	3,55	3,90	3,75	2,85

parierten Drüsen untersucht und eingeschätzt (Tab. 4). Danach waren die verarbeiteten Pharynxdrüsen schon in der Oktoberprobe voll entwickelt (Maximum der Drüsenentwicklung 4,00) und blieben in diesem Zustand bis zur Märzprobenahme. Erst in der Aprilprobe ist ein merklicher Rückgang des Entwicklungsgrades festzustellen.

A. SACCHAROSE. — Wie aus Tabelle 5 und den Abbildungen 5 und 6 hervorgeht, bewirken die Pharynxdrüsenextrakte aus Winterbienen einen schnellen Abbau der Saccharose. Im Vergleich zu Sommerbienen ist jedoch eine deutliche Verlangsamung des Hydrolyseverlaufes festzustellen, die schon in der Oktoberprobe beginnt und bis zur Februarprobe andauert. Nimmt man als Vergleichsbasis die Abbauwerte an, welche 1 und 24 Stunden nach Versuchsbeginn vorliegen, und als dritten Wert den Zeitpunkt des völligen Verschwindens der Saccharose aus den Chromatogrammen, so ergeben sich folgende Resultate. In den Oktober bis Februarserien enthalten die Extraktlösungen nach 1 Stunde noch 70-75 % der ursprünglichen Saccharosemenge; erst in den März- und Aprilserien sinkt der Saccharoseanteil auf 58 resp. 43 %, was den bei Sommerbienen gefundenen Werten entspricht (vergl. Abb. 15 und S. 171). 24 Stunden nach Versuchsbeginn ist in den Chromatogrammen der Oktober- bis Februarserien noch 4—17 % unangebaute Saccharose zu finden; in der Märzserie sind zu diesem Zeitpunkt nur noch Spuren von Saccharose vorhanden, in der Aprilserie war der Saccharoseabbau schon nach 10 Stunden praktisch abgeschlossen. In den eigentlichen Winterserien enthielten noch die nach 100 Tagen, zum Teil sogar die nach 150 und 200 Tagen angesetzten Chromatogramme quantitativ erfassbare Saccharoseflecke, die Werten von 2—6 % entsprachen (Abb. 5, 6).

Als Abbauprodukte der Saccharose durch das Pharynxdrüsenferment erschienen in den Chromatogrammen Hexosen (Fruktose und Glukose), Maltose und ein zwischen Melezitose und Raffinose lokalisierter Fleck eines nicht näher bekannten Trisaccharids („a“). Aus der Literatur ist bekannt, dass während der enzymatischen Hydrolyse der Saccharose, durch Gruppenübertragung neue Zuckerarten synthetisiert werden. Am besten bearbeitet sind die unter der Einwirkung der Hefeinvertase gebildeten Zucker, darunter ein als Kestose bezeichnetes, aus zwei Fruktose- und einem Glukosemolekül aufgebautes Trisaccharid (BACON, BACON und EDELMAN, BLANCHARD und ALBON, WHITE, weitere Literatur, s. MAURIZIO, 1957, 1959 *b*, WHITE und MAHER). Nach WHITE und MAHER wird unter der Wirkung der Honiginvertase ebenfalls ein zusätzliches Trisaccharid gebildet, das aber zwei Glukose- und ein Fruktosemolekül enthält und als α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid bezeichnet wird. Da das Honigferment zum grössten Teil aus dem Sekret der Pharynxdrüsen der Biene stammt, ist anzunehmen, dass die erwähnten zusätzlichen Flecke diesem Trisaccharid entsprechen. In Tabelle 5 sind deshalb die Werte dieses Zuckers separat unter der Bezeichnung „ α -Maltosyl.“ angeführt. In der Aprilserie war ausserdem ein nicht messbarer, auf der Höhe der

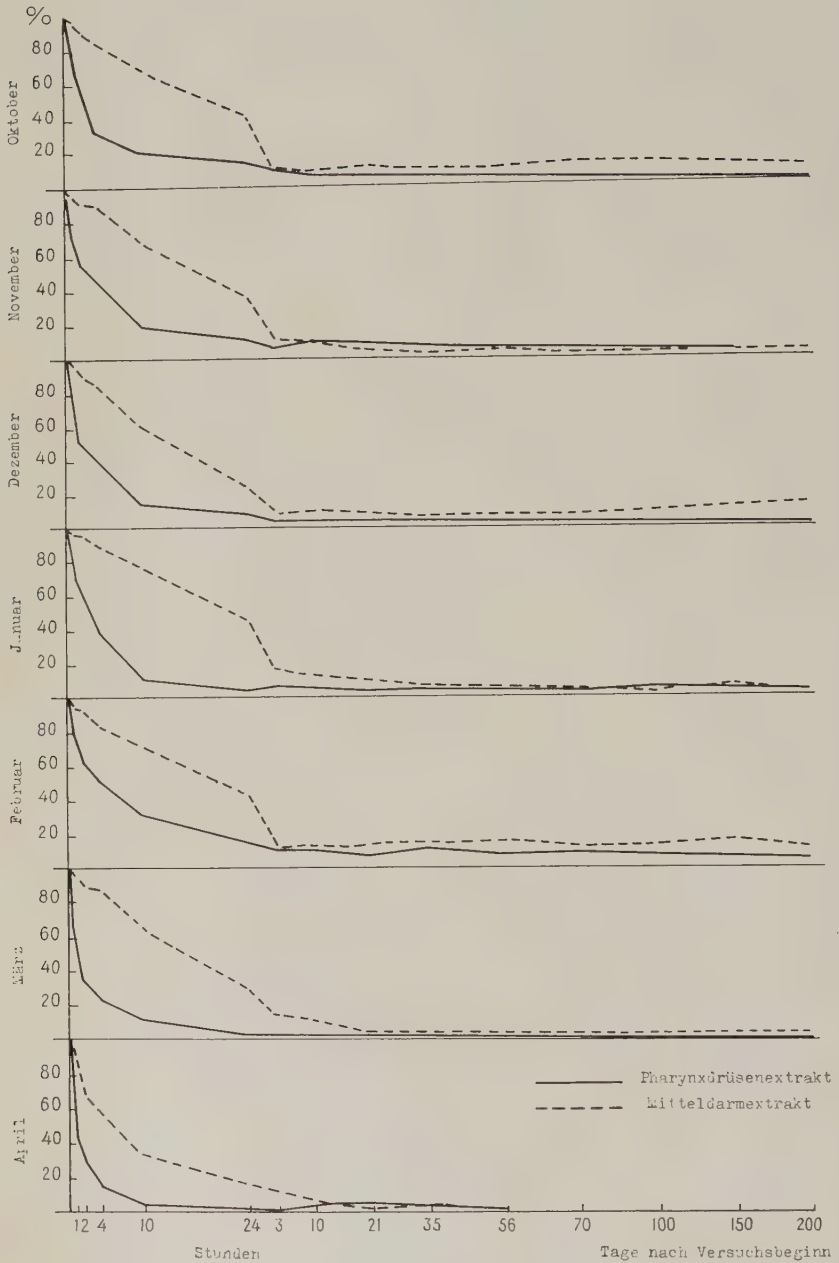


ABB. 5. — Verlauf des Saccharoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextraktes während der Ueberwinterung (dargestellt in Prozenten unabgebauter Saccharose; zu Tabelle 5).

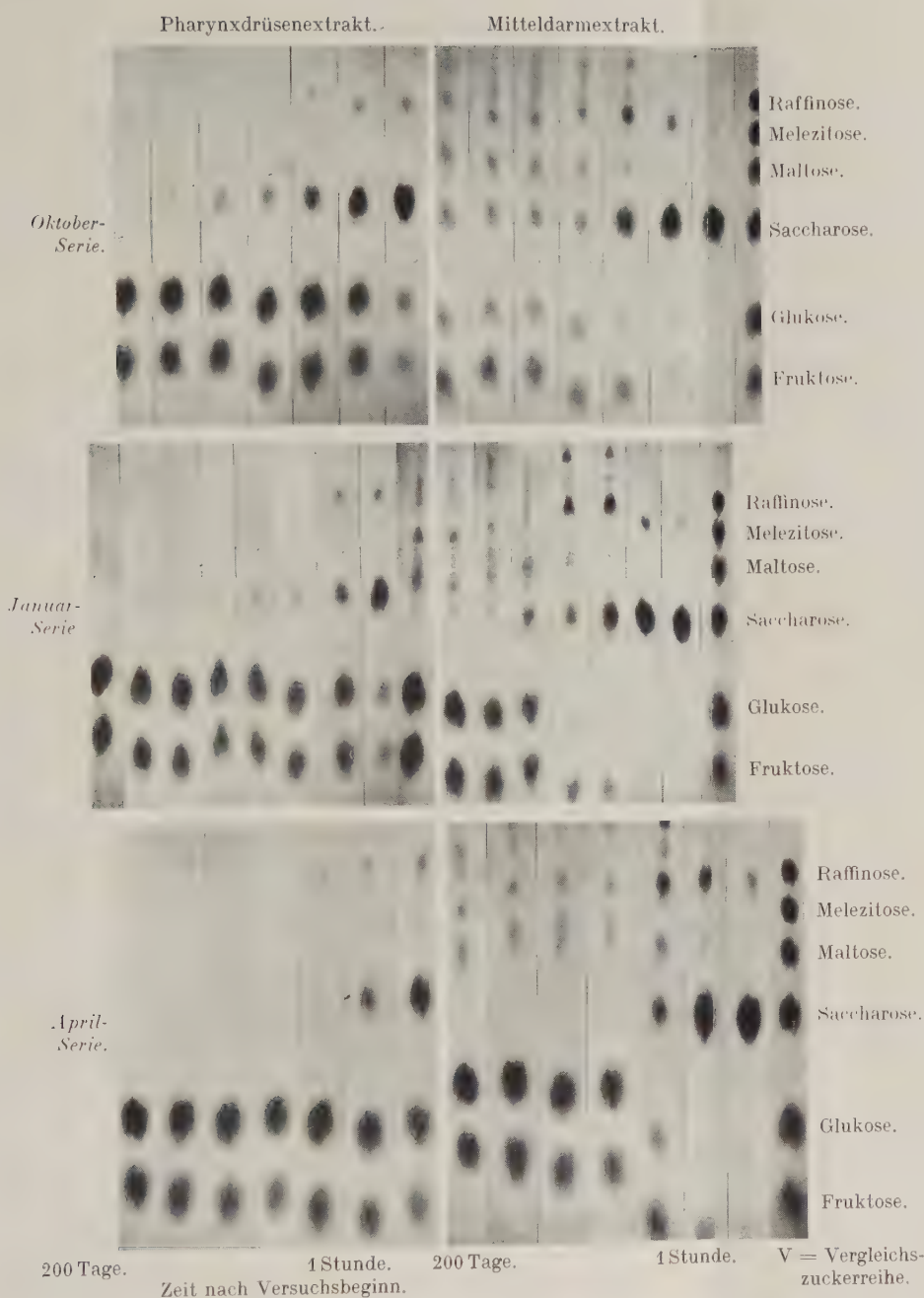


ABB. 6. — Verlauf der Hydrolyse von Saccharose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten : Oktober-, Januar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.

Zeitpunkt der Probenahmen nach Versuchsbeginn :

Oktober- und Aprilserie : 1, 10, 24 Stunden, 10, 56, 70, 200 Tage.

Januarserie : 1, 10, 24 Stunden, 10, 56, 70, 150, 200 Tage.

Abbauprodukte der Hydrolyse s. Erklärung zu Tabelle 5.

TABELLE 5. — VERLAUF DER SACCHAROSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMENTRAKTES WÄHREND DER UEBERWINTERUNG.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN. DATUM DER PROBENNAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.						MITTELDARMENTRAKT.							
	Zuckerarten in % *.						Zuckerarten in % *.							
	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Verhält- nis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid „b,c“.	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr/Gl.
3. Oktober 1957														
1 Stunde	7,5	5,7	82,2		4,6	1,32			97,9		2,1			4,23
2 Stunden	17,9	13,8	62,1		6,2	1,30	1,3		92,1		6,6			30,00
4 Stunden	32,4	28,9	34,1		4,9	1,11	5,5	1,3	85,8		7,4			14,14
10 Stunden	40,8	30,9	22,9		5,4	1,32	9,0	0,3	69,3	3,0	18,4			4,43
24 Stunden	42,2	40,1	12,9	2,4	2,4	1,05	29,7	2,1	41,8	6,2	17,9			6,93
3 Tage	44,7	42,2	9,5	2,3	1,3	1,06	51,4	11,6	9,7	8,5	11,6			5,4
10 Tage	50,0	38,4	6,2	2,9	2,5	1,30	48,5	7,0	6,5	14,2	13,4			10,4
21 Tage	46,0	42,2	6,2	3,0	2,6	1,09	46,0	8,2	10,0	17,9	12,8			5,1
35 Tage	50,3	40,2	4,9	3,2	1,4	1,25	43,3	8,4	8,7	15,0	11,8			5,15
56 Tage	52,7	39,6	4,0	3,3	0,4	1,33	46,2	9,2	8,0	12,3	13,4			5,02
70 Tage	50,5	41,2	4,4	3,9		1,23	52,5	7,2	9,5	13,6	9,7			7,29
100 Tage	54,4	39,5	2,1	4,0		1,38	50,2	10,3	9,8	16,8	8,9			4,0
150 Tage	55,7	40,0	1,3	3,0		1,39	46,4	13,0	8,1	14,8	9,9			7,8
200 Tage	40,2	53,0		6,8		0,76	35,8	12,2	7,5	25,4	6,6			12,5
1. November 1957														
1 Stunde	11,9	9,9	70,7		7,5	1,20	1,2	0,5	93,9		4,4			2,40
2 Stunden	19,9	15,9	56,7		7,5	1,25	0,3	0,5	91,4		7,8			0,60
4 Stunden	25,3	22,8	46,3		5,6	1,11	1,2	1,5	90,0		7,3			0,80
10 Stunden	41,9	30,8	19,9	2,3	5,1	1,36	9,7	1,4	67,8	2,9	46,8		1,4	6,93
24 Stunden	46,2	39,0	9,9	2,8	2,1	1,19	21,6	3,9	36,7	6,7	26,8		4,3	5,54
3 Tage	45,2	44,2	6,4	2,7	1,5	1,02	42,4	7,9	10,9	12,5	18,6		7,7	5,37
10 Tage	45,6	40,6	8,4	2,7	2,7	1,12	43,9	18,4	8,4	17,3	11,4		0,6	2,38
21 Tage	48,9	37,5	7,4	3,8	2,4	1,30	46,7	25,8	3,9	18,1	5,5			1,81
35 Tage	45,1	44,6	5,2	4,2	0,9	1,01	45,6	33,9	2,0	14,6	3,9			1,34
56 Tage	53,3	39,3	3,5	2,5	1,4	1,36	50,1	31,6	2,6	12,8			1,1	1,58
70 Tage	57,4	37,7	1,7	3,2		1,52	46,3	33,8	1,5	13,7			2,5	1,37
100 Tage	58,6	35,5	1,5	4,4		1,65	46,3	38,2	1,2	11,4			4,2	1,21
150 Tage	49,5	45,3		5,2		1,09	29,6	56,8	0,9	10,6			1,7	0,4
200 Tage	62,4	37,6				1,66	33,7	47,2	0,9	17,5			0,1	0,71

2. Dezember 1957	1 Stunde	12,3	11,0	71,8	1,3	4,9	1,11	97,2	2,8	0,6	1,00
	2 Stunden	24,1	21,1	48,1	1,3	5,4	1,14	89,6	7,7	0,6	5,33
	4 Stunden	29,2	25,0	41,0	0,9	3,9	1,17	83,9	8,2	2,8	3,92
	10 Stunden	45,4	35,6	14,9	1,2	2,9	1,27	60,9	17,3	5,6	9,61
	24 Stunden	44,4	47,3	7,1	0,6	0,6	0,94	25,4	26,9	3,9	2,98
	3 Tage	50,1	44,8	3,6	0,9	0,6	1,12	9,2	15,1	5,1	1,52
	10 Tage	41,6	53,6	3,6	1,2	0,6	0,78	9,8	20,1	5,1	1,63
	21 Tage	51,5	44,0	3,2	1,3	0,6	1,17	8,3	24,8	7,4	2,05
	35 Tage	50,6	46,0	2,3	1,1	0,6	1,10	6,0	19,3	9,1	2,12
	56 Tage	45,8	51,1	1,7	1,4	0,6	0,89	6,8	22,2	8,2	2,37
12. Januar 1958	70 Tage	54,1	42,9	1,5	1,5	0,6	1,26	6,5	1,6	9,4	2,72
	100 Tage	47,1	50,7	0,7	1,5	0,6	0,93	8,3	2,1	9,2	1,00
	150 Tage	31,9	66,6		1,5	0,6	0,48	10,1	3,0	8,7	1,15
	200 Tage	33,0	64,2		2,8		0,51	13,5	2,8	7,6	
	1 Stunde	10,9	11,4	69,8		7,9	0,96	95,7	4,3		4,23
	2 Stunden	13,6	20,8	58,0		7,6	0,65	95,8	4,2		4,58
	4 Stunden	30,3	27,1	38,1		4,5	1,12	86,7	6,5	1,6	5,06
	10 Stunden	42,6	39,3	12,9		5,2	1,08	77,0	12,1	11,5	3,43
	24 Stunden	45,1	48,4	4,3	0,9	1,3	0,93	42,9	20,9	13,0	2,31
	3 Tage	49,4	40,9	5,9	2,3	1,5	1,21	18,7	19,1	7,1	1,69
14. Februar 1958	10 Tage	47,7	43,7	4,6	2,1	1,9	1,09	10,9	8,4	6,8	2,5
	21 Tage	40,7	52,1	3,4	1,5	2,3	0,78	8,8	4,6	5,2	1,81
	35 Tage	42,1	50,9	4,2	1,5	1,3	0,83	7,6	19,7	3,9	1,41
	56 Tage	33,9	62,0	2,5	1,6		0,55	3,9	4,0	5,8	0,70
	70 Tage	36,7	58,6	3,0	1,7		0,63	4,3	3,9	6,2	0,54
	100 Tage	35,0	59,3	3,2	2,5		0,59	3,0	3,0	4,2	0,66
	150 Tage	37,6	56,2	1,8	4,4		0,67	2,4	2,2	3,6	0,57
	200 Tage	39,5	54,2	1,7	4,6		0,73	1,7	3,5	2,4	
	1 Stunde	7,7	10,5	75,3		6,5	0,73	93,1	3,3		11,00
	2 Stunden	16,4	13,4	63,4		6,8	1,22	91,5	5,3		5,40
	4 Stunden	19,7	18,0	53,9		8,4	1,09	82,1	9,4		1,24
	10 Stunden	27,3	31,0	34,3	1,5	5,9	0,88	67,4	13,9	2,3	2,19
	24 Stunden	28,5	49,5	16,7	2,1	3,2	20,7	41,5	20,4	6,6	6,68
	3 Tage	38,5	42,4	12,1	2,9	4,1	32,4	13,0	17,9	11,7	4,00
	10 Tage	45,4	38,2	11,8	1,5	3,1	34,7	13,5	11,5	7,5	2,67
	21 Tage	40,9	46,2	8,6	2,1	2,2	1,19	14,7	10,0	5,8	2,45
	35 Tage	30,9	49,3	11,8	4,1	3,9	0,63	16,9	11,1	7,3	1,34
	56 Tage	29,6	54,0	8,5	4,1	3,8	0,55	19,2	12,5	8,9	1,13
	70 Tage	28,5	57,5	7,7	4,3	2,0	0,49	22,0	11,3	6,9	1,25
	100 Tage	31,3	56,3	6,5	4,2	1,7	0,55	27,8	6,8	5,2	2,03
	150 Tage	39,3	46,2	5,4	7,0	2,1	0,85	14,2	5,4	3,2	2,77
	200 Tage	47,4	45,8	2,5	3,7	0,6	1,03	10,5	2,8	2,6	

* s. Erklärung auf S. 142.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN. DATUM DER PROBENAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.						MITTELDARMEEXTRAKT.							
	Zuckerarten in % *.						Zuckerarten in % *.							
	Fruk- tose.	(Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Verhält- nis Fr./Gl.	Fruk- tose.	(Glu- kose.	Saccha- rose.	Mal- tose.	α -Mal- tosyl.	Trisac- charid „b“.	Oligo- saccha- ride.	Verhält- nis Fr./Gl.
24. März 1958	13,0	21,8	57,9		7,3	0,59			95,7		4,3			2,41
	19,3	35,2	33,9	2,4	9,5	0,55	1,9	0,9	87,8	0,4	9,0			2,07
	21,4	45,5	23,5	2,4	7,2	0,47	2,9	1,4	82,9	1,3	10,3	1,2		3,29
	25,8	56,5	12,3	1,7	3,7	0,46	7,9	2,4	62,5	2,7	17,9	2,8	3,8	4,23
	30,7	62,6	1,8	1,8	3,0	0,49	16,5	3,9	29,0	7,3	26,8	6,9	9,6	4,62
	24,4	72,6	0,6		2,4	0,34	22,4	13,6	14,1	17,4	16,1	8,2	8,5	1,62
	30,6	65,6	1,1		2,7	0,47	22,4	28,4	10,1	21,7	6,0	4,8	6,6	0,79
	33,3	63,7	1,2		1,8	0,52	27,1	41,1	2,8	16,5	6,0	2,4	3,8	0,65
	32,7	66,0	1,3			0,49	27,0	45,0	1,5	21,8		1,9	2,8	0,60
	32,7	65,9	1,4			0,49	25,5	48,3	0,5	22,8		2,1	0,8	0,53
	32,9	66,0	1,1			0,50	26,3	51,8	0,4	18,0			3,5	0,51
	41,8	56,3	1,9			0,74	32,2	44,3	0,5	20,9			2,1	0,73
45,7	54,3				0,84	41,1	45,1	0,2	12,6			1,0	0,91	
200 Tage	51,9	48,1				1,08	47,5	41,6		10,9				1,44
28. April 1958	17,9	30,2	42,6		9,3	0,59	3,1	2,4	83,4		11,1	0,6		1,29
	21,7	38,6	30,0	2,4	7,6	0,56	3,4	2,3	67,0	1,9	24,2		0,6	1,48
	29,7	46,3	15,2	2,8	6,0	0,64	10,7	3,0	58,8	3,8	19,5	1,7	2,5	3,57
	32,2	57,2	4,3		6,3	0,56	17,9	4,6	33,2	9,5	25,3	3,7	5,8	3,89
	35,0	59,1			5,9	0,59	24,1	9,0	15,9	13,8	21,9	4,9	10,4	2,68
	31,9	64,9			3,2	0,49	28,4	20,4	12,4	21,5	8,7	4,7	3,9	1,39
	35,5	60,6	1,7		2,2	0,58	25,5	40,0	4,5	18,9	5,1	2,6	3,4	0,64
	34,9	62,6	2,5			0,56	28,5	47,7	1,6	16,8		2,1	3,3	0,59
	40,1	58,6	1,3			0,68	31,8	48,0	0,7	15,7		1,6	2,2	0,66
	41,6	58,4				0,71	32,9	46,5		16,5		1,9	2,2	0,71
	46,9	53,1				0,88	37,4	41,3		18,4		1,3	1,6	0,91
	54,1	45,9				1,18	46,6	37,6		12,9		1,6	1,3	1,24
150 Tage	53,5	46,5			1,15	48,2	38,6		11,0		1,1	1,1	1,25	
200 Tage	57,2	42,8			1,34	46,6	36,4		12,8		1,9	2,3	1,28	

* Erklärung zu Tabelle 5 :

„Maltose“-Gruppe : in den Serien mit Pharynxdrüsenextrakten = Maltose, in den Serien mit Mitteldarmextrakten = Summe der Werte von Maltose, Isomaltose und eines unbekannten, zwischen Saccharose und Maltose lokalisierten Disaccharids.

„ α -Maltosyl“ : Trisaccharid „a“ = α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid (nach White & Maher).

„Trisaccharid „b““ : unbekanntes, auf der Höhe von Raffinose lokalisiertes Trisaccharid.

„Oligosaccharid“-Gruppe : Summe aller oberhalb der Raffinose lokalisierter höhermolekularer Zuckerarten.

Melezitose liegender Fleck vorhanden (Abb. 6). Oberhalb der Raffinose lokalisierte Oligosaccharide erschienen in keinem der Chromatogramme der Pharynxdrüsenextrakte.

Das gegenseitige Verhältnis der beiden Hexosen ist in den Serien mit Pharynxdrüsenextrakten starken, wahrscheinlich mit dem Verlauf der Ueberwinterung zusammenhängenden Schwankungen unterworfen. In der Oktober-, November- und Dezemberserie herrscht meist Fruktose mengenmässig vor (Fr/Gl-Verhältnis 1,01—1,65, Tab. 5). Nur vereinzelt und am Ende der Hydrolyse fanden sich hier Proben, in welchen mehr Glukose als Fruktose enthalten war (Fr/Gl-Verhältnis 0,48-0,94, Tab. 5). In der Januar-, vor allem aber in den Februar- bis Aprilserien liegen die Verhältnisse umgekehrt, d. h. Glukose herrscht mengenmässig vor (Fr/Gl-Verhältnis 0,34-0,93, Tab. 5). Nur vereinzelt finden sich auch hier noch knapp über 1.0 liegende Werte des Fruktose-Glukose-Verhältnisses.

Interessant ist das Auftauchen und Verschwinden der Flecke der Maltose und des zusätzlichen als α -Maltosyl- β -D-fructosufuranosid bezeichneten Trisaccharids „a“ in den Chromatogrammen. Messbare Maltosemengen erschienen oft erst 10—24 Stunden nach Beginn der Hydrolyse waren aber bis zu ihrem Abschluss zu finden. Der prozentuale Anteil der Maltose blieb meist unter 5 %, vereinzelt stieg er auf 6—7 %. In der Märzserie liessen sich die Maltoseflecke nur in zwei Chromatogrammen quantitativ erfassen (Tab. 5, Abb. 6). Im Gegensatz dazu erscheinen die Flecke des zusätzlichen Trisaccharids am stärksten in den zu Beginn der Hydrolyse angesetzten Chromatogrammen, in welchen Werte von 7—9 % des Gesamtzuckers erreicht werden. Im weiteren Verlauf der Hydrolyse ist diese Zuckerart nur noch in knapp messbaren Mengen vorhanden oder verschwindet ganz aus den Chromatogrammen.

Einen völlig andern Verlauf nimmt die Hydrolyse der Saccharose unter der Einwirkung des Mitteldarmextraktes. Vor allem ist im Vergleich zum Pharynxdrüsenextrakt der Ablauf der Hydrolyse stark verlangsamt. In den Oktober- bis Märzserien besteht in den eine Stunde nach Versuchsbeginn angesetzten Chromatogrammen noch 93—98 % des Gesamtzuckers aus unabgebauter Saccharose. Erst in der Aprilserie beginnt die Saccharosespaltung früher, so dass nach einer Stunde ca 17 % abgebaut sind. Im Vergleich zur Aprilserie der Drüsenextraktlösung, in welcher nach einer Stunde schon mehr als die Hälfte des Gesamtzuckers aus Abbauprodukten besteht, ist aber auch hier eine deutliche Verzögerung festzustellen (vergl. Abb. 15, S. 171).

Noch augenfälliger wird diese Verzögerung, wenn die Proben nach 24 Stunden und nach 100—200 Tagen berücksichtigt werden. Während in den Drüsenextrakteserien der Saccharoseanteil 24 Stunden nach Beginn des Versuches zwischen 4 und 17 % liegt, und in der März- und Aprilserie nur aus Spuren besteht, enthalten die Darmextrakt-Lösungen zu dieser Zeit noch 25—42 % Saccharose (Aprilserie 16 %). Die Hydrolyse ist in den Winterserien in den Proben nach 100, 150 und 200 Tagen noch nicht völlig

abgeschlossen ; nur in der Aprilserie ist nach dem 35. Tag keine Saccharose mehr in den Lösungen vorhanden (Tab. 5, Abb. 5, 6).

Die Unterschiede des Saccharoseabbaus zwischen Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakt-Lösungen beziehen sich nicht nur auf den zeitlichen Ablauf der Hydrolyse, sondern auch auf das Spektrum der gebildeten Abbauprodukte und das Verhältnis zwischen Fruktose und Glukose.

In der Mehrzahl der Serien aus den eigentlichen Wintermonaten wurde wesentlich mehr Fruktose als Glukose gebildet ; das Fruktose/Glukose-Verhältnis lag in diesen Serien zwischen 1,15 und 7,38 ; in extremen Fällen war 9—14, ja sogar 30 mal mehr Fruktose als Glukose vorhanden (Tab. 5, Oktober-, Dezember- und Februarserie). In der März- und Aprilserie entstand zu Beginn der Hydrolyse ebenfalls ein Fruktoseüberschuss, die Proben nach 10 Tagen und später enthielten dagegen meist mehr Glukose als Fruktose (Fr/Gl-Verhältnis 0,51—0,91, Tab. 5). Gelegentlich fand sich ein unter 1,0 liegendes Fruktose/Glukose-Verhältnis auch in Proben aus den Wintermonaten.

Schon ein Blick auf die in Abb. 6 dargestellten Chromatogramme zeigt, dass das Spektrum der Abbauprodukte in den Mitteldarmextrakt-Serien viel mannigfaltiger ist als in den Serien der Pharynxdrüsenextrakte.

Maltoseflecke erschienen in den Chromatogrammen der Darmextraktlösungen, ähnlich wie in den Drüsenextraktserien in der Regel erst in den Proben nach 10 Studen. Sie sind wesentlich kräftiger als in den Drüsenextrakt-Chromatogrammen und bleiben darin bis zum Abschluss der Versuche. Ausserdem erschienen sehr häufig zwei direkt oberhalb- und unterhalb der Maltose lokalisierte Flecke, die in den Chromatogrammen der Drüsenextrakte fehlen. Der obere dürfte der Isomaltose, der untere einem nicht näher bekannten, schon von DUSPIVA (1953) beobachteten Disaccharid entsprechen. Isomaltose ist auch im Zuckerspektrum des Honigs nachgewiesen worden (GOLDSCHMIDT und BURKERT, WATANABE und ASO, WHITE und HOBAN). In Tabelle 5 sind die Werte dieser drei Zucker zusammengezogen und als „Maltose“ bezeichnet. Die gefundenen „Maltose“-Werte sind viel höher als in den Drüsenextraktlösungen, sie liegen oft zwischen 10 und 15 % und erreichen gelegentlich Werte von 25—28 %. Der höhere Anteil der Maltosegruppe scheint für das Darmferment charakteristisch zu sein, denn er fand sich auch in den Versuchen mit Sommerbienen.

Das schon aus den Chromatogrammen der Drüsenextrakte bekannte, als α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid bezeichnete Trisaccharid ist auch in den Darmextraktserien vorhanden und zum Teil sehr stark ausgebildet (Abb. 6). Es erscheint schon in den ersten, eine Stunde nach Versuchsbeginn angesetzten Chromatogrammen und bleibt oft bis zu den letzten erhalten (Tab. 5, Oktober-, Dezember- und Februarserie). Sein Anteil liegt zwischen 10 und 20 % und steigt gelegentlich über 25 % (Tab. 5). Der hohe Anteil dieses Zuckers bildet einen weiteren Unterschied zu den Drüsenextraktlösungen, in welchen er höchstens Werte von 6—7 % erreichte,

Ein charakteristisches Merkmal des Zuckerspektrums der Darmextrakt-lösungen ist das Auftreten einer Kette von Oligosacchariden, die auf der Höhe der Raffinose beginnen und oft bis zum Startpunkt reichen (Abb. 6). In den Chromatogrammen der Drüsenextrakt-lösungen waren diese Zucker kaum angedeutet oder fehlten ganz. Der Anteil dieser Zucker ist in Tabelle 5 in zwei Gruppen dargestellt, deren eine unter der Bezeichnung Tri-saccharid „b“ den untersten, die andere als „Oligosaccharide“ die Summe aller darüber lokalisierten Flecke umfasst. Der Anteil beider Gruppen bleibt meist unter 10 %, nur vereinzelt werden Werte von 11—13 % erreicht (Tab. 5). Es scheint sich dabei um ziemlich stabile Verbindungen zu handeln, denn sie erscheinen in den Chromatogrammen noch lange nach dem völligen Abbau der Saccharose (Abb. 6, Aprilserie).

B. MALTOSE. — Im Prinzip ähnlich wie bei Saccharose verläuft die Hydrolyse der Maltose unter der Wirkung der Bienenfermente aus Pharynxdrüsen und Mitteldarm. In den Serien beider Extrakte ist der Ablauf der Hydrolyse während der Wintermonate stark verlangsamt. Eine Stunde nach Versuchsbeginn sind in den Lösungen noch 83—92 % Maltose vorhanden; nach 24 Stunden sinkt der Maltosegehalt auf 41—68 % und bleibt in den Drüsenextrakt-lösungen bis zu den letzten Proben oberhalb von 20 %. Eine Beschleunigung des Maltoseabbaus ist erst in den beiden Frühjahrsserien festzustellen, auch hier sind aber noch in den letzten Probenahmen messbare Mengen unabgebauter Maltose zu finden. Im Gegensatz zu den Serien mit Sommerbienen, bewirken bei den Winterbienen die Darmextrakte einen schnelleren Abbau der Maltose als die Drüsenextrakte. Diese schon 1959 in qualitativen Versuchen gemachte Beobachtung geht klar hervor aus den Kurven in Abb. 7. Die Extrakte aus Frühjahrsbienen (März- und Aprilserie) verhalten sich in dieser Hinsicht wie Sommerbienenextrakte, d. h. das Pharynxdrüsenferment wirkt schneller als das Mitteldarmferment (Tab. 6, Abb. 7, 8). In den Saccharoseserien war eine solche Umkehrung der Wirksamkeit des Drüsen- und Darmferments nur ausnahmsweise zu beobachten (z. B. in der Novemberserie). Es scheint demnach, dass Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte aus Sommer- und Winterbienen eine unterschiedliche Affinität gegenüber Maltose, und gelegentlich auch gegenüber Saccharose besitzen, eine Erscheinung, die auch in den Melezitose- und Raffinoseserien zum Teil festzustellen war.

Wie bei Saccharose, entstehen auch bei Maltose während der Hydrolyse durch Gruppenübertragung neue Zuckerarten. Nach DUSPIVA (1954), WALLENFELS und WALLENFELS und BERNT enthält das Maltose-Hydrolysat (mit Hefe-, Schimmelpilz- und Aphidenkarbohydrasen) mehrere Di-, Tri- und Oligosaccharide, darunter Isomaltose, Maltotriose und Panose.

In den Chromatogrammen mit Bienenextrakten erschienen, besonders gegen Abschluss der Hydrolyse, die schon aus den Saccharoseserien bekannten, unter- und oberhalb der Maltose lokalisierten Flecke. In Tabelle 6 sind die Werte dieser Zucker, in einer von der Maltose getrennten,

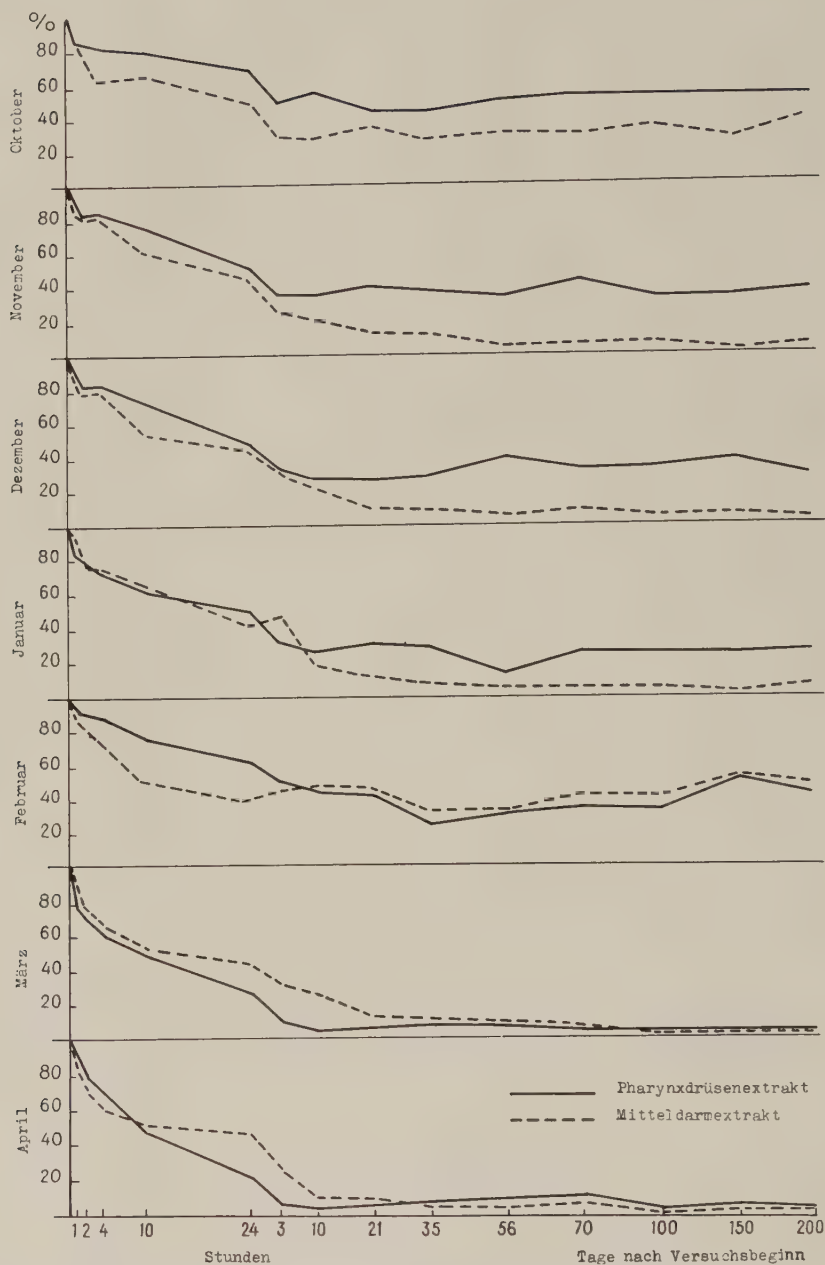


ABB. 7. — Verlauf des Maltoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextraktes während der Ueberwinterung (dargestellt in Prozenten unabgebauter Maltose ; zu Tabelle 6).

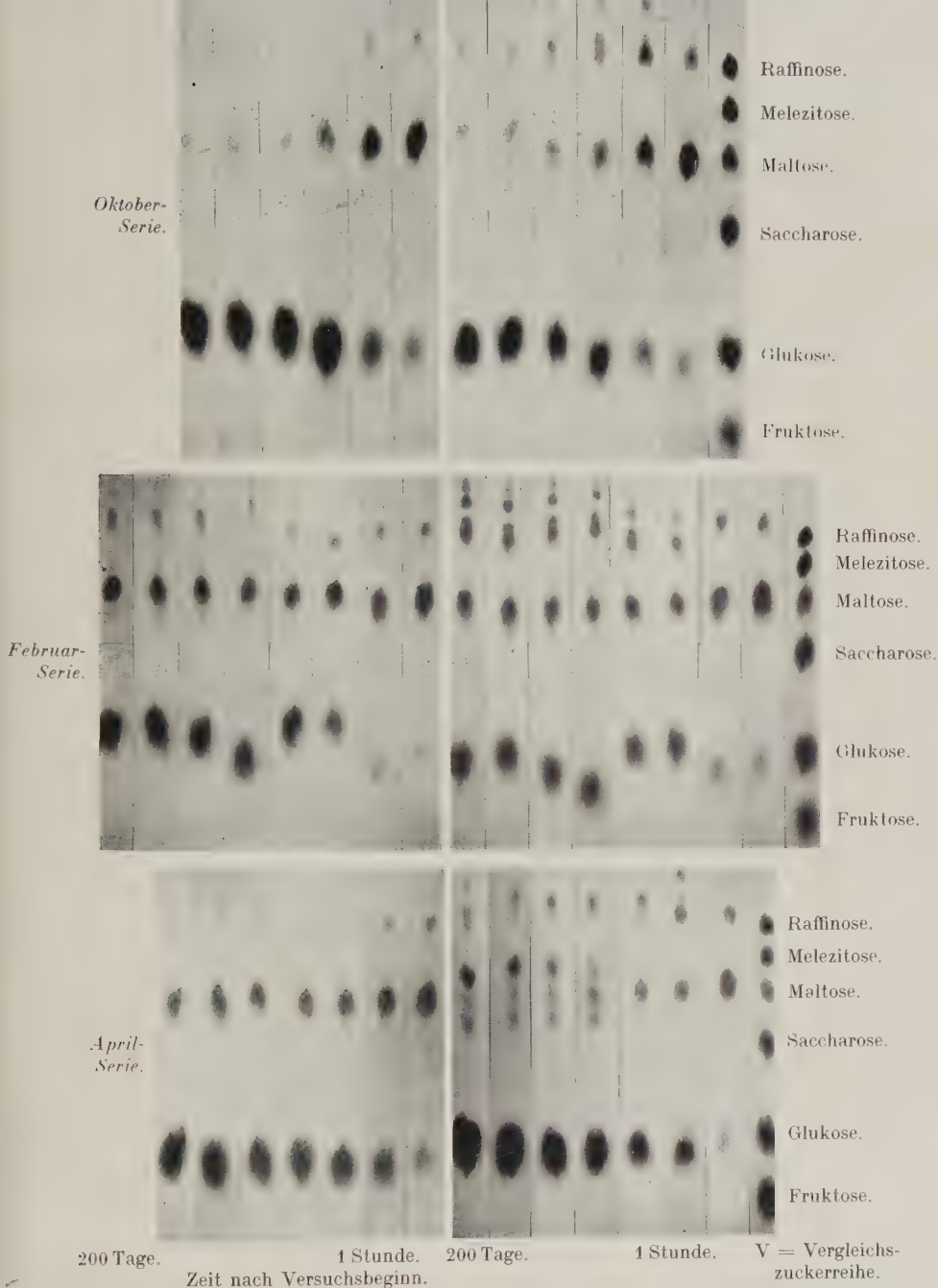


ABB. 8. — Verlauf der Hydrolyse von Maltose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten : Oktober-, Februar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.

Zeitpunkt der Probenahmen nach Versuchsbeginn :

Oktoberserie : 1, 10, 24 Stunden, 10, 56, 70, 200 Tage.

Februarserie : 1, 10, 24 Stunden, 10, 56, 70, 150, 200 Tage.

Aprilserie : 1, 10, 24 Stunden, 10, 70, 150 Tage.

Abbauprodukte der Hydrolyse, s. Erklärung zu Tabelle 6.

TABELLE 6. — VERLAUF DER MALTOSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES WAHREND DER ÜBERWINTERUNG.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN. DATUM DER PROBENNAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.					MITTELDARMEXTRAKT.				
	Zuckerarten in % *.					Zuckerarten in % *.				
	Glu- kose.	Mal- tose.	Isomal- tose.	„Malto- triöse“.	Oligo- saccharide.	Glu- kose.	Mal- tose.	Isomal- tose.	„Malto- triöse“.	Oligo- saccharide.
<i>3. Oktober 1957</i>										
1 Stunde	3,9	89,9		6,2		3,3	86,8		9,9	
2 Stunden	7,0	86,5		5,6		8,1	80,1		11,8	1,8
4 Stunden	10,0	83,3		6,7		16,4	63,9		17,9	1,8
10 Stunden	12,9	80,8		6,3		15,4	65,2		17,6	4,2
20 Stunden	26,9	68,7		4,4		30,4	50,5		14,9	10,3
3 Tage	46,3	49,2		4,5		45,5	30,1		14,1	11,1
10 Tage	42,4	55,3		2,3		47,0	29,5		12,4	7,9
21 Tage	50,5	45,4		4,1		46,3	36,4		9,4	12,4
35 Tage	51,0	44,7		4,3		48,5	29,2		9,9	9,2
56 Tage	48,1	48,8		3,1		46,4	32,9		11,5	9,5
70 Tage	50,3			2,6		51,8	31,4	5,3	7,3	9,8
100 Tage	46,1	51,5		2,4		43,4	36,5	6,1	5,0	16,0
150 Tage	45,8	49,7		4,5		46,5	28,8	7,2	2,6	10,2
200 Tage	46,9	47,5		5,6		43,2	39,4			
<i>1. November 1957</i>										
1 Stunde	3,2	90,5		5,9	0,4	2,3	88,3		9,0	0,4
2 Stunden	8,9	84,2		6,3	0,6	5,7	81,0		11,9	1,4
4 Stunden	8,8	85,6		4,8	0,8	6,8	82,0		10,1	1,1
10 Stunden	17,9	77,6		3,9	0,6	48,3	61,4		16,9	3,4
24 Stunden	42,5	53,4		3,4	0,7	30,4	44,9		16,9	7,8
3 Tage	60,1	38,1		1,3	0,5	41,7	29,7	4,4	11,8	12,4
10 Tage	60,3	38,1		1,1	0,5	62,2	20,7	6,5	3,5	7,1
21 Tage	57,8	40,4		1,4	0,4	64,3	14,4	9,8	9,9	1,6
35 Tage	58,4	39,4		1,6	0,6	63,7	12,8	14,1	8,2	1,2
56 Tage	60,4	37,8		1,5	0,6	74,0	6,6	11,5	6,9	1,0
70 Tage	54,5	42,2	1,5	1,2	0,6	73,5	6,6	13,6	5,5	0,8
100 Tage	58,0	37,9		1,7	0,6	75,2	6,0	13,1	4,8	0,9
150 Tage	56,4	37,7	3,1	2,1	0,7	81,7	2,8	11,7	3,1	0,7
200 Tage	55,8	38,9	2,9	1,9	0,5	80,5	3,9	12,9	2,1	0,6

1 Stunde	4,2	92,5	2,9	0,4	2,9	91,4	5,1	0,6
2 Stunden	9,0	83,9	5,9	1,2	7,6	78,9	12,2	1,3
4 Stunden	12,4	83,1	4,0	0,5	9,9	79,6	9,3	1,2
10 Stunden	22,1	73,9	3,6	0,4	19,8	56,0	18,9	5,3
24 Stunden	49,1	48,1	2,1	0,7	32,7	43,3	18,7	5,3
3 Tage	62,8	35,1	1,5	0,6	40,6	34,0	9,0	12,2
10 Tage	69,1	29,3	1,0	0,6	56,2	20,4	11,0	7,2
21 Tage	69,4	28,5	1,6	0,5	65,6	11,8	9,0	1,7
35 Tage	69,0	29,0	1,6	0,4	69,9	8,1	7,4	1,0
56 Tage	57,1	40,0	2,4	0,5	74,5	5,6	5,6	1,1
70 Tage	60,5	35,5	3,2	0,8	70,6	6,1	7,2	1,2
100 Tage	59,8	35,6	2,7	0,8	75,1	4,8	4,4	0,9
150 Tage	55,0	39,2	2,6	0,5	74,1	4,5	3,0	0,8
200 Tage	59,6	32,0	3,9	0,7	72,3	4,4	3,4	0,6
12. Januar 1958								
1 Stunde	7,7	86,4	6,6	1,3	2,7	87,7	8,4	1,2
2 Stunden	13,7	80,1	5,5	0,7	10,2	78,6	10,2	1,0
4 Stunden	20,7	74,4	4,4	0,5	9,6	75,2	13,8	1,4
10 Stunden	33,6	62,1	3,9	0,4	17,8	63,2	16,1	2,9
24 Stunden	46,3	50,9	2,3	0,5	28,3	43,0	21,7	7,0
3 Tage	64,3	33,1	1,4	1,2	29,3	46,7	14,6	6,1
10 Tage	69,3	27,4	2,1	1,2	60,3	19,1	10,4	2,9
21 Tage	66,4	31,2	1,7	0,7	60,5	15,4	9,8	2,3
35 Tage	70,3	26,5	2,3	0,9	63,3	11,6	7,8	1,3
56 Tage	82,7	15,6	1,3	0,4	74,0	6,7	5,7	1,4
70 Tage	71,7	25,0	2,4	0,9	67,5	6,9	6,9	1,5
100 Tage	69,3	24,2	1,8	0,7	68,8	6,7	5,2	1,6
150 Tage	69,9	23,4	2,4	0,6	70,7	3,8	4,4	1,0
200 Tage	67,2	23,8	2,8	0,8	63,6	4,8	4,0	1,2
14. Februar 1958								
1 Stunde	2,3	92,8	4,9	1,0	4,6	86,7	7,8	0,9
2 Stunden	4,7	90,4	4,9	0,9	8,3	81,2	9,6	0,9
4 Stunden	7,9	87,1	5,0	1,0	10,6	74,7	13,4	1,3
10 Stunden	18,4	75,2	6,4	1,0	25,1	50,1	19,8	5,0
24 Stunden	31,6	61,8	6,6	1,0	34,4	41,1	18,5	6,0
3 Tage	46,0	48,8	4,2	0,9	35,6	44,2	15,2	5,0
10 Tage	52,5	43,7	2,8	1,0	33,4	45,4	14,5	4,3
21 Tage	52,2	42,5	3,5	1,3	32,8	44,2	14,9	4,8
35 Tage	63,2	25,9	5,4	1,1	40,8	31,5	14,5	4,8
56 Tage	53,3	33,3	4,4	0,5	32,6	33,2	17,8	8,5
70 Tage	56,2	36,2	3,8	0,7	33,3	40,5	15,3	5,9
100 Tage	55,8	35,3	3,7	1,0	35,5	40,7	14,0	5,5
150 Tage	39,9	50,8	4,5	0,1	21,7	51,9	16,9	4,7
200 Tage	49,4	41,7	4,8	0,1	29,5	47,4	12,8	5,1

* s. Erklärung auf S. 150.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN. DATUM DER PROBENAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.					MITTELDARMEXTRAKT.				
	Zuckerarten in % *.					Zuckerarten in % *.				
	Glukose.	Mal- tose.	Isomal- tose.	„Malto- triose“.	Oligo- saccharide.	Glukose.	Mal- tose.	Isomal- tose.	„Malto- triose“.	Oligo- saccharide.
24. März 1958										
1 Stunde	13,6	79,1		6,2	4,4	4,5	83,4		11,0	1,1
2 Stunden	23,4	71,2		4,7	0,7	8,8	79,6		10,5	4,1
4 Stunden	33,8	61,4		4,0	0,8	15,0	66,5		15,9	2,6
10 Stunden	48,1	49,5		1,9	0,5	23,1	54,6		17,4	4,9
24 Stunden	71,3	26,6		1,2	0,9	33,3	45,3		15,2	6,2
3 Tage	86,6	11,3		1,1	1,0	42,3	33,4		20,1	4,5
10 Tage	92,6	7,4				53,8	23,1	12,5	8,8	1,8
21 Tage	91,7	8,3				62,8	13,8	14,5	7,7	1,2
35 Tage	91,3	8,7				64,8	10,4	17,4	6,4	1,3
56 Tage	90,3	8,6	1,1			68,1	8,3	17,4	5,0	1,2
70 Tage	90,3	6,6	1,5	0,8	0,8	70,7	7,4	15,8	5,3	1,1
100 Tage	91,7	6,6	1,7			75,1	5,5	13,9	4,6	0,9
150 Tage	90,2	6,4	3,4			80,4	4,0	12,0	3,1	0,5
200 Tage	89,1	6,4	4,5			76,7	3,3	15,6	3,4	1,0
28. April 1958										
1 Stunde	9,9	86,2		3,6	0,3	7,7	82,9		8,5	0,9
2 Stunden	17,6	78,1		3,8	0,5	12,7	70,7		14,3	2,3
4 Stunden	26,3	71,4		2,1	0,2	19,6	61,0		15,6	3,8
10 Stunden	51,6	47,5		0,9		32,0	49,4		13,3	5,3
24 Stunden	79,5	20,5				37,5	43,5		8,2	10,8
3 Tage	92,7	7,3				50,4	24,0	7,7	6,8	11,1
10 Tage	95,2	4,8				66,7	11,1	13,5	7,7	1,0
21 Tage	93,1	6,9				68,0	7,4	16,1	7,5	1,0
35 Tage	93,9	6,1				71,3	5,5	15,3	7,0	0,9
56 Tage	92,4	7,6				71,5	4,4	16,6	6,5	1,0
70 Tage	89,7	10,3				67,7	6,1	19,6	5,7	0,9
100 Tage	96,3	3,7				82,1	3,1	9,8	4,2	0,8
150 Tage	94,9	5,1				77,1	4,1	13,2	4,4	1,2
200 Tage	94,0	4,4				79,2	3,7	11,3	4,6	1,2

* Erklärung zu Tabelle 6 :

„Maltose“ : identisch mit Maltose.

„Isomaltose“ : Summe der Werte von Isomaltose und eines unbekannten, zwischen Saccharose¹ und Maltose lokalisierten Disaccharids.

„Maltotriose“ : nicht näher bekanntes, auf der Höhe von Raffinose lokalisiertes Trisaccharid, eventuell dem Trisaccharid „b“ der Saccharoserien

entsprechend.

als „Isomaltose“ bezeichneten Gruppe zusammengezogen. Die Trennung geschah hier, weil Maltose der vorgelegte Zucker, die beiden zusätzlichen Disaccharide aber Abbauprodukte sind; in den Saccharoseserien konnten alle drei Zuckerflecke, als Hydrolyseprodukte zu einer Gruppe zusammengezogen werden. Der Anteil der „Isomaltose“-Gruppe blieb in den Drüsenextrakten zwischen 1 und 5 % (Februarserie 8 %); in den Darmextrakten waren die Werte höher (meist 5–15 %) und stiegen zuweilen über 20 %.

Ebenfalls bei beiden Extraktlösungen waren in den Chromatogrammen, ein auf der Höhe der Raffinose lokalisiertes Trisaccharid und mehrere Oligosaccharide zu finden. Das Trisaccharid dürfte der von DUSPIVA und WALLENFELS beschriebenen Maltotriose entsprechen und ist in Tabelle 6 als solche, von der Summe der höhermolekularen Oligosaccharide getrennt dargestellt. Ob dieser Zucker identisch ist mit dem Trisaccharid „b“ der Saccharoseserien bleibt dahingestellt. Sein Anteil liegt für die Pharynxdrüsenextraktlösungen zwischen 1 und 6 %, die Werte der Oligosaccharide bleiben in der Regel unter 1 %. In den Chromatogrammen der Darmextraktlösungen sind diese Zuckerarten stärker vertreten. Der Anteil der „Maltotriose“ liegt meist zwischen 5 und 10 % und steigt häufig darüber (Maximalwert 20 %); die „Oligosaccharide“-Gruppe ist mit 1–12 % am Zuckerbild beteiligt (Tab. 6).

In Bezug auf das während der Hydrolyse entstehende Zuckerspektrum stimmen die Maltose- und Saccharoseserien miteinander überein. In beiden werden unter dem Einfluss der Darmextrakte mehr neue, z. T. höhermolekulare Zuckerarten gebildet, als unter der Wirkung der Pharynxdrüsenextrakte, eine Beobachtung, die schon in den Versuchen mit Sommerbienen gemacht wurde (MAURIZIO, 1957).

C. MELEZITOSE. — Im Vergleich zu den Saccharose- und Maltose-Serien war die Hydrolyse der Melezitose stark verlangsamt. In allen Extraktlösungen waren 24 Stunden nach Versuchsbeginn noch 90–100 % der vorgelegten Melezitose unabgebaut. In den nach 10 und 21 Tagen angesetzten Chromatogrammen lag der Melezitoseanteil, für beide Extrakte noch zwischen 80 und 90 %, und blieb bis zur Probe nach 70 Tagen über 50 %. Erst in den letzten, 100, 150 und 200 Tage nach Versuchsbeginn genommenen Proben ist in einzelnen Serien ein stärkerer Abbau der Melezitose festzustellen; zum Teil lagen aber auch hier die Werte des Melezitoseanteils noch über 70 % (Tab. 7, Abb. 9, 10).

Als Abbauprodukte der Melezitose erschienen in den Chromatogrammen einfache und zusammengesetzte Zuckerarten, deren Spektrum in den Serien der beiden Extrakte verschieden ist. Die Hydrolyse unter der Wirkung der Pharynxdrüsenextrakte ist gekennzeichnet durch das Erscheinen von Zuckerflecken auf der Höhe der Saccharose, die der Turanose entsprechen dürften (Abb. 10). Der Anteil dieses Zuckers bleibt meist unter 10 % und steigt höchstens auf 19 % (Tab. 7, Januarserie). Offenbar handelt es sich um ein wenig stabiles Ubergangsprodukt, das sofort zu

2. Dezember 1957 24 Stunden	3 Tage	3,3	1,6		98,4	1,2	0,89	1,1	4,4	98,6	1,5	0,26
	10 Tage	4,0	4,0	2,1	92,0	0,9	0,25	4,4	4,2	93,2	1,5	0,40
	21 Tage	1,8	3,0	3,1	91,1	1,0	0,60	5,3	10,3	84,4	2,9	0,29
	35 Tage	2,9	12,2	5,0	77,8	2,1	0,24	11,3	18,2	73,6	4,4	0,54
	56 Tage	1,3	13,2	8,0	76,2	1,3	0,10	9,6	20,8	63,5	4,0	0,37
	70 Tage	1,6	11,2	8,0	78,3	0,9	0,14	11,1	25,8	61,6	6,1	0,57
	100 Tage	3,2	13,9	8,3	73,3	1,3	0,23	17,4	19,3	63,5	7,1	0,63
	150 Tage	1,3	15,8	11,4	70,3	1,2	0,08	8,4	27,7	47,8	8,6	0,21
	200 Tage	2,5	23,3	12,1	61,1	1,0	0,11	12,7	40,7	42,3	9,7	0,31
									41,2	36,4		
12. Januar 1958 24 Stunden	3 Tage	2,2	3,6	2,3	91,0	0,9	0,61	1,2	2,3	100,0	0,6	0,52
	10 Tage	1,2	2,8	1,0	93,8	1,2	0,43	6,1	6,3	95,9	1,6	0,97
	21 Tage	2,4	3,1	2,2	90,6	1,7	0,77	4,1	12,7	86,0	2,2	0,32
	35 Tage	5,5	7,4	4,8	81,3	1,0	0,74	7,2	15,0	81,0	2,6	0,48
	56 Tage	2,2	8,0	6,0	81,9	1,9	0,27	10,2	16,1	75,2	2,5	0,63
	70 Tage	2,1	16,7	9,1	70,5	1,6	0,13	7,5	36,5	71,2	4,9	0,20
	100 Tage	2,4	11,4	7,8	75,8	2,6	0,21	7,1	17,6	54,1	4,9	0,40
	150 Tage	1,5	15,7	6,0	73,8	3,0	0,09	6,8	20,1	70,4	8,2	0,34
	200 Tage	2,8	18,1	19,1	55,0	5,0	0,15	10,2	22,3	64,9	14,4	0,46
										53,1		
14. Februar 1958 24 Stunden	3 Tage	0,8	5,5	1,9	89,8	1,8	0,14		1,8	98,2	1,1	
	10 Tage	2,2	5,0	1,2	90,1	1,5	0,44	2,9	3,0	96,0	1,5	0,32
	21 Tage	3,5	5,6	1,6	88,1	1,2	0,62	5,5	9,1	86,5	2,6	0,45
	35 Tage	0,5	4,6	1,7	90,0	0,8	0,43	4,4	12,3	79,6	3,9	0,29
	56 Tage	1,0	6,1	4,7	90,0	0,8	0,08	5,3	15,3	76,4	4,1	0,25
	70 Tage	0,5	6,9	4,6	85,3	2,2	0,14	6,3	21,0	69,6	5,7	0,29
	100 Tage	0,4	8,0	4,7	83,5	3,3	0,06	5,7	21,3	66,7	7,1	0,19
	150 Tage	6,0	13,1	8,8	75,5	1,8	0,03	9,6	29,1	58,1	7,4	0,34
	200 Tage	3,2	13,4	7,5	70,5	4,6	0,46	11,2	28,3	54,7	4,5	0,45
					75,1	0,8	0,24		24,9	59,4		

* s. Erklärung auf S. 154.

ZEIT NACH VERSUCHS- BEGINN, DATUM DER PROBENAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT						MITTELDARMEKTRAKT.					
	Zuckerarten in % *.						Zuckerarten in % *.					
	Fruk- tose.	Glukose.	Turanose.	Melezitose.	Oligosaccharide.	Verhältnis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glukose.	Turanose.	Melezitose.	Oligosaccharide.	Verhältnis Fr/Gl.
24. März 1958												
24 Stunden												
3 Tage	0,9	0,7		99,3		0,32				100,0		
10 Tage	1,1	2,8		96,3	1,4	0,19		1,4		100,0	0,9	0,37
21 Tage	0,4	6,0	1,3	91,5	0,8	0,15		4,9		97,7	0,9	0,47
35 Tage	1,0	2,6		94,9	0,6	0,16		8,7		96,5	0,8	0,13
56 Tage	0,7	6,4	1,6	90,4	0,7	0,12		1,5		89,0	1,1	0,19
70 Tage	0,7	5,7	1,8	91,1	1,8	0,09		8,2		89,6	2,0	0,24
100 Tage	1,0	7,8	4,5	85,2	1,7	0,07		15,4		79,7	3,4	0,45
150 Tage	2,5	13,3	5,6	76,3	1,3	0,30		18,6		74,0	2,4	0,43
200 Tage	1,3	8,3	6,8	82,3	1,6	0,12		17,3		71,5		
		11,0		79,3				19,2		70,2		
28. April 1958												
24 Stunden												
3 Tage	1,0	2,2		96,8		0,45				100,0		
10 Tage	1,4	3,0		94,8	0,8	0,47				100,0		
21 Tage	0,8	2,7	1,7	93,7	1,1	0,29		2,6		97,4	0,8	0,14
35 Tage	1,0	3,4	1,5	93,0	1,1	0,29		6,3		92,0	0,8	0,12
56 Tage	1,4	6,0	2,1	90,0	1,1	0,13		13,1		84,5	1,0	0,18
70 Tage	1,1	5,3	4,9	86,8	1,6	0,26		16,2		79,8	1,2	0,39
100 Tage	1,1	7,0	3,9	87,1	0,9	0,16		15,3		77,5	0,5	0,32
150 Tage	0,8	5,0	2,2	91,2	0,8	0,16		11,2		84,7	0,5	0,51
200 Tage	1,8	5,4	2,7	89,7	0,4	0,33		14,8		77,1	0,8	0,47
	2,0	5,3	2,8	89,3	0,6	0,38		14,5		77,9		

* Erklärung zu Tabelle 7 :

„Turanose“ : auf der Höhe der Saccharose lokalisiertes Disaccharid = Turanose.

„Oligosaccharid“-Gruppe : Summe aller oberhalb der Raffinose lokalisierter höhermolekularer Zuckerarten.

einfacheren Zuckern abgebaut wird. Interessant ist, dass Turanose in den Chromatogrammen der Pharynxdrüsen-Extraktlösungen regelmässig erschien, in den Mitteldarm-Extraktlösungen aber stets fehlte. Die gleiche Erscheinung war schon in den früher veröffentlichten Abbildungen von Chromatogrammen des Melezitoseabbaus sichtbar (MAURIZIO, 1957, 1959, a); sie wiederholte sich in späteren Versuchen mit Sommerbienen. Es scheint demnach, dass Turanose als Zwischenstufe der Hydrolyse für das Pharynxdrüsenferment charakteristisch ist, während das Mitteldarmferment einen direkten Abbau zu Hexosen bewirkt (Tab. 7, Abb. 10). Nach WHITE & MAHER und DUSPIVA (1954) verläuft die Melezitosespaltung unter der Einwirkung von Honiginvertase und von Darmfermenten von Aphiden ebenfalls ohne Turanosebildung, direkt zu Glukose und Fruktose.

Das Mengenverhältnis der beiden als Produkte der Melezitosehydrolyse gebildeten Hexosen liegt in den Drüsenextrakt-, wie in den Darmextraktserien unter 1,0, d. h. es wird stets mehr Glukose als Fruktose gebildet (Tab. 7). Zum Teil war in den Chromatogrammen 10—12, ja bis zu 33 mal mehr Glukose als Fruktose vorhanden (Oktober- und Februarserie der Drüsenextrakte); häufig erschienen nur Glukoseflecke, während Fruktose ganz fehlte, oder unter der messbaren Menge blieb.

In der Mehrzahl der Chromatogramme der Melezitoseserien erschienen Flecke höhermolekularer Zuckerarten; in den Drüsenextraktserien meist nur 1 Fleck, in den Darmextraktserien 2—3 Flecke (Abb. 10). Der Anteil der Oligosaccharide blieb in den Drüsenextrakt-Lösungen meist unter 2 %, gelegentlich erreichte er 3—5 % (Tab. 7, November-, Januar- und Februarserien). In den Darmextraktlösungen war der Anteil an Oligosacchariden höher und erreichte oft Werte von 4—10, manchmal bis 15 % (Tab. 7, November-, Dezember- und Januarserien).

Frühere Untersuchungen liessen vermuten, dass zwischen Sommer- und Winterbienen nicht nur Unterschiede im zeitlichen Ablauf der Melezitosehydrolyse durch Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte vorhanden sind, sondern dass auch Unterschiede der Affinität der beiden Fermente dem Zucker gegenüber vorkommen (MAURIZIO, 1957, 1959 a). In den quantitativen Versuchen mit Winterbienen war dieser Unterschied wenig ausgeprägt. Die November- bis Aprilserien zeigen zu Beginn der Hydrolyse einen Vorsprung der Drüsenextraktlösungen gegenüber den Darmextraktlösungen, der sich jedoch spätestens in der Probe nach 35 Tagen ausgleicht (Tab. 7, Abb. 9). Der weitere Verlauf der beiden Kurven ist weitgehend parallel, mit einem leichten Vorsprung der Darmextraktlösungen. Eine deutliche Umkehrung der Wirksamkeit der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmfermente ist demnach nicht festzustellen, doch bedeutet die anfängliche Umkehrung und der parallele Verlauf der Hydrolysekurven der beiden Extraktlösungen einen Unterschied im Vergleich zu den Versuchen mit Sommerbienen, in welchen der Darmextrakt wesentlich schneller wirkte, als der Drüsenextrakt (MAURIZIO, 1957).

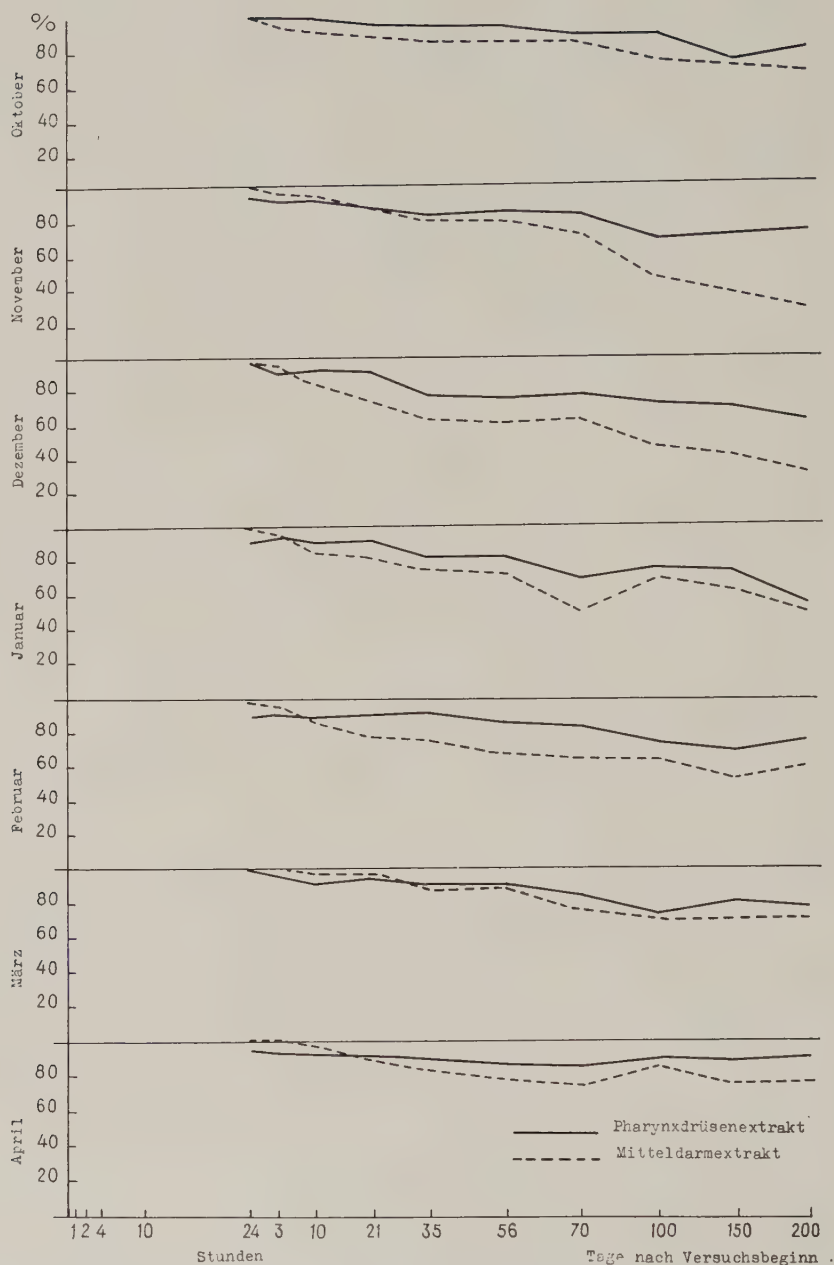


Abb. 9. — Verlauf des Melezitoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextraktes während der Ueberwinterung (dargestellt in Prozenten unabgebauter Melezitose; zu Tabelle 7).

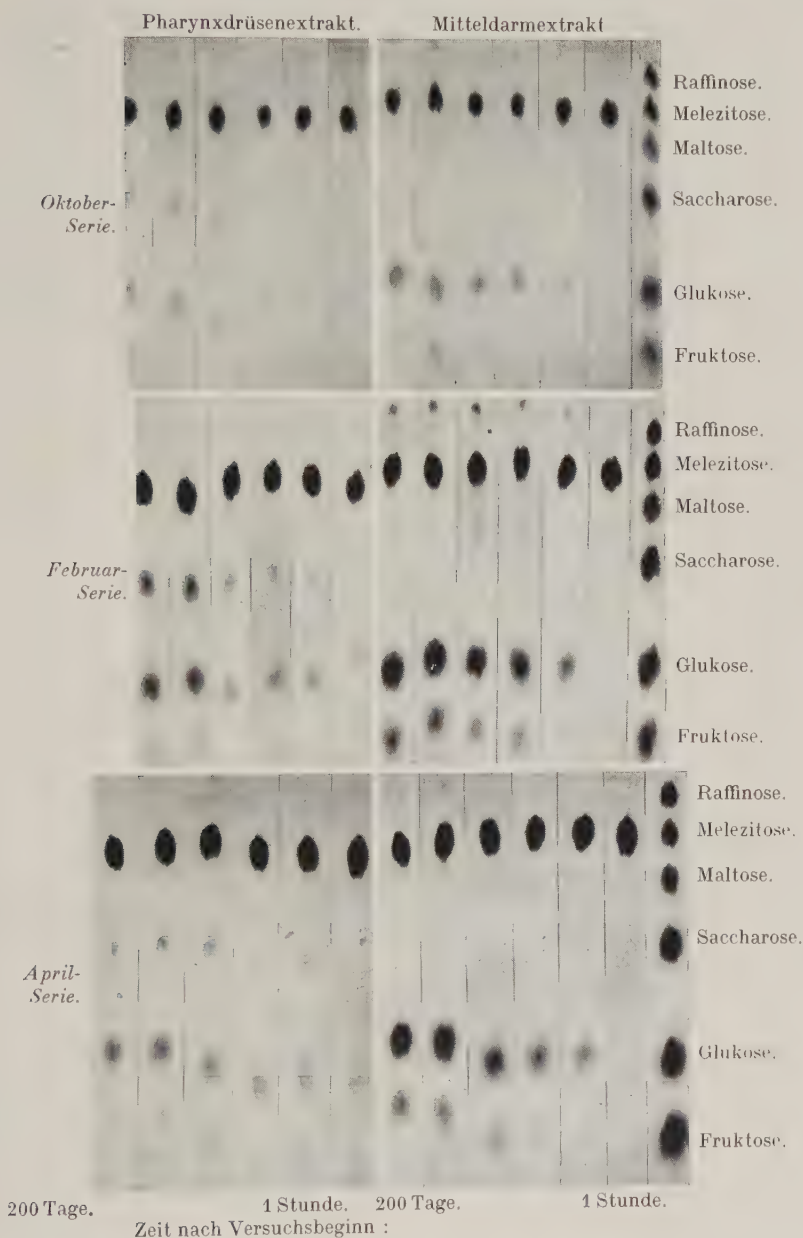


ABB. 10. — Verlauf der Hydrolyse von Melezitose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten : Oktober-, Februar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.

Zeitpunkt der Probenahmen nach Versuchsbeginn :

In allen Serien : 1, 10, 56, 70, 150 und 200 Tage.

Abbauprodukte der Hydrolyse s. Erklärung zu Tabelle 7.

TABELLE 8. — VERLAUF DER RAFFINOSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES WAHREND DER UEBERWINTERUNG.

ZEIT NACH VERSUCHSBEGINN, DATUM DER PROBENNAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.							MITTELDARMEXTRAKT.								
	Zuckerarten in %*.							Zuckerarten in %*.								
	Fruk- tose.	Glu- kose.	Galak- tose.	Sac- cha- rose.	Meli- biose.	Raffi- nose.	Oligo- sacch.	Verhält- nis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glu- kose.	Galak- tose.	Sac- cha- rose.	Meli- biose.	Raffi- nose.	Oligo- sacch.	Verhält- nis Fr/Gl.
3. Oktober 1957 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 35 Tage 56 Tage 70 Tage 100 Tage 150 Tage 200 Tage					14,2	85,8							13,5	86,5		
					18,5	81,5							13,6	86,4		
					22,4	77,6							20,2	79,8		
					22,7	77,3							23,6	76,4		
					32,9	67,1							36,9	63,1		
					33,5	66,5							23,5	76,5		
					38,6	58,4							29,3	70,7		
	3,0				65,8	13,5	2,2		10,4				50,3	37,2	2,1	50,66
	18,5	0,2	0,5		79,1	0,9	1,9	87,00	15,2	0,3	0,5		79,9	1,6	2,5	6,18
	17,4	3,0	2,4	1,7	65,9	0,5	4,6	7,30	20,4	3,3	1,5	0,6	68,5		5,7	
21,9																
1. November 1957 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 35 Tage 56 Tage 70 Tage 100 Tage 150 Tage 200 Tage					13,0	87,0							13,5	86,5		
					14,7	85,3							24,3	75,7		
					16,6	83,4							21,0	79,0		
					15,6	84,4							15,1	84,9		
					18,6	81,4							19,8	80,2		
					38,8	56,1	4,6		8,2				45,9	44,9	1,0	1,0
	3,5				31,1	64,0	1,0		13,4				60,1	25,3	1,2	1,2
	3,9				54,5	35,7	1,7		15,1				81,2	2,3	1,4	1,4
	8,1															
	13,6	2,3	2,3	2,3	62,3	12,6	4,6	5,91	16,0				79,7	0,5	1,4	1,4

24 Stunden	13,0	87,0						14,8	85,2		
3 Tage	15,0	85,0						15,9	84,1		
10 Tage	16,7	83,3						17,2	82,8		
21 Tage	15,4	84,6						16,3	83,7		1,0
35 Tage	10,4	89,6						15,5	80,3		
56 Tage	76,7	9,4					0,6	84,6	1,9		
70 Tage	81,3							83,6			
100 Tage	78,3						1,1	82,2		1,3	11,70
150 Tage	77,7						5,6	85,0		2,7	2,81
200 Tage	56,1						14,2	61,9		40,2	1,86
12. Januar 1958											
24 Stunden	13,6	86,4						14,3	85,7		
3 Tage	13,1	86,9						11,2	88,8		
10 Tage	7,8	92,2						9,5	90,5		
21 Tage	19,4	77,5					4,6	13,4	85,4		1,1
35 Tage	78,4	1,9						42,5	50,3		2,7
56 Tage	74,3							58,4	20,7		3,7
70 Tage	84,0							72,0	11,8		5,8
100 Tage	83,2						6,8	76,7	4,9		2,7
150 Tage	63,9						11,4	76,9			3,6
200 Tage	50,8							70,2			
14. Februar 1958											
24 Stunden	11,3	88,7						11,1	88,9		
3 Tage	13,8	86,2						12,8	87,2		
10 Tage	9,8	90,2						11,5	88,5		
21 Tage	16,5	83,5						15,9	84,1		
35 Tage	41,5	88,5						13,0	87,0		
56 Tage	13,5	86,5						16,3	83,7		1,4
70 Tage	12,3	87,7					0,6	27,3	70,7		4,4
100 Tage	18,3	81,7					44,1	69,9	11,6		5,1
150 Tage	45,0	34,2					24,2	66,7	2,4		2,4
200 Tage	51,5	9,2					34,8	62,8			
							5,6				
							4,7				

* s. Erklärung auf S. 160.

PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.		MITTELDARMENTRAKT.													
ZEIT NACH VERSUCHSBEGINN. DATUM DER PROBENAHME.		Zuckerarten in %*.								Zuckerarten in %*.					
Fruk- tose.	Glu- kose.	Galak- tose.	Sac- cha- rose.	Meli- biose.	Raffi- nose.	Oligo- sacch.	Verhält- nis Fr/Gl.	Fruk- tose.	Glu- kose.	Galak- tose.	Sac- cha- rose.	Meli- biose.	Raffi- nose.	Oligo- sacch.	Verhält- nis Fr/Gl.
24. März 1958															
24 Stunden															
3 Tage					93,9								94,7		
10 Tage					6,1	93,1							6,3	93,7	
21 Tage					4,6	95,4							4,5	95,5	
35 Tage					4,2	95,8							4,4	95,6	
56 Tage					53,9	17,8	1,0	3,0					11,1	85,0	0,9
70 Tage	27,3				78,7		1,6	18,1					78,1	3,8	
100 Tage	19,7	2,5			72,3		3,9	22,7					77,3		
150 Tage	41,1	6,6	1,5		69,7		5,1	20,7	2,8	1,1			51,5		
200 Tage	31,6	10,1	1,3		43,4		7,4	40,7	4,1	1,2			59,5		
					47,0		10,0	30,3							
28. April 1958															
24 Stunden															
3 Tage					94,7								95,8		
10 Tage					5,3	96,4							3,5	96,5	
21 Tage					4,9	95,1							4,2	95,8	
35 Tage					5,6	94,4							4,4	95,6	
56 Tage	4,1				19,1	74,7	2,1	15,1					65,5	18,2	1,2
70 Tage	10,3				40,0	46,2	3,5	15,4					83,8		0,8
100 Tage	15,4				59,2	20,6	3,5	13,9	1,0	0,5			83,7		1,4
150 Tage	37,1	1,5	0,4		51,1	9,6	2,2	37,7	2,5				55,2		4,1
200 Tage	37,6	1,9	0,5		56,2	1,7	2,6	31,7	5,0	1,2			54,4		7,7
	41,8				52,1		3,7	29,1	8,3	1,6			49,8		10,5
* Erklärung zu Tabelle 8 :															
„Melibiose“ : auf der Höhe der Melezitose lokalisiertes Trisaccharid = Melibiose.															
„Galaktose“ : knapp über der Glukose lokalisierter einfacher Zucker = Galaktose.															
„Oligosaccharid“-Gruppe : Summe aller oberhalb der Raffinose lokalisierter höhermolekularer Zuckerarten.															

* Erklärung zu Tabelle 8 :

„Melibiose“ : auf der Höhe der Melezitose lokalisiertes Trisaccharid = Melibiose.

„Galaktose“ : knapp über der Glukose lokalisierter einfacher Zucker = Galaktose.

„Oligosaccharid“-Gruppe : Summe aller oberhalb der Raffinose lokalisierter höhermolekularer Zuckerarten.

D. RAFFINOSE. — Ausserordentlich interessant gestaltete sich in den Winterversuchen die Raffinose-Hydrolyse. Im Vergleich zu den Saccharose-Serien war der Beginn der Raffinose-Spaltung stark verspätet, im Vergleich zu den Melezitose-Serien setzte sie aber früher ein. 24 Stunden nach Versuchsbeginn enthalten noch alle Lösungen 85—95 % der ursprünglichen Raffinosemenge. In einzelnen Serien ist der Raffinoseabbau schon in der Probe am 35. Tag weit vorgeschritten (Tab. 8, Januar- und Märzserie des Drüsenextraktes, Aprilserie des Darmextraktes), ein allgemeiner Abbau setzt in den Lösungen beider Extrakte nach 56 Tagen ein. Eine Ausnahme bildet die Februarserie des Drüsenextraktes, in welcher eine merkliche Raffinosespaltung erst in der Probe nach 150 Tagen eintrat (Tab. 8, Abb. 11).

Es scheint für die Raffinose-Hydrolyse charakteristisch zu sein, dass sie einmal begonnen schnell fortschreitet, und sowohl in den Pharynxdrüsen- wie in den Mitteldarmextrakt-Serien zum völligen Verschwinden des vorgelegten Zuckers führt, was in den Melezitose-Serien nie der Fall war. Ein weiterer Unterschied zu den Melezitose-Versuchen besteht darin, dass in drei der Serien die Pharynxdrüsenextrakte schneller wirkten, als die Darmextrakte (Tab. 8, Abb. 11, 12, Oktober-, Januar- und Märzserie). In einer weiteren (Novemberserie) verlief die Aufspaltung mit beiden Extrakten fast gleichzeitig. In der Aprilserie scheinen die Extrakte schon wie bei Sommerbienen zu reagieren, die Hydrolyse setzt früher ein, der Darmextrakt wirkt wesentlich schneller als der Drüsenextrakt (Tab. 8, Abb. 11). Die Affinität der beiden Fermente gegenüber Raffinose ist demnach in den Winterversuchen weitgehend angeglichen, in einzelnen Fällen kam es zu einer deutlichen Umkehrung, indem die Drüsenextrakte schneller wirkten, als die Darmextrakte.

Als Produkt der Raffinose-Hydrolyse entstand in den Lösungen beider Extrakte zunächst Melibiose, deren Anteil nach 24 Stunden 4—15 % des Gesamtzuckers betrug und später auf 85 % stieg. In dieser Hinsicht stimmen die Bienenextrakte mit der Honiginvertase überein, unter deren Wirkung als erstes Produkt der Raffinose-Hydrolyse ebenfalls Melibiose gebildet wird (WHITE & MAHER). Extrakte aus Aphiden bauen dagegen Raffinose, ohne Melibiosebildung, direkt zu Fruktose und Glukose ab (DUSPIVA, 1954).

Die Melibioseanreicherung erklärt sich aus der Erfahrung, dass dieser Zucker durch die Bienenfermente nur langsam und schwach hydrolysiert wird (s. S. 164). Als weiteres Abbauprodukt erschien in den Chromatogrammen nach 21—56 Tagen (z. T. erst nach 70 Tagen) Fruktose, deren Anteil 3—20 % betrug und gelegentlich 30—40 % erreichte (Tab. 8, Abb. 12). Glukose fand sich erst in den letzten, nach 100—200 Tagen angesetzten Chromatogrammen und erreichte höchstens einen Anteil von 8—13 %. Gegen Schluss der Hydrolyse erschien oft in den Chromatogrammen ein weiterer, knapp über der Glukose lokalisierter Fleck, welcher der Galaktose entspricht. Oft lagen die Glukose- und Galaktoseflecke so dicht beisammen, dass sie zusammen gemessen werden mussten. Wo Galaktose getrennt

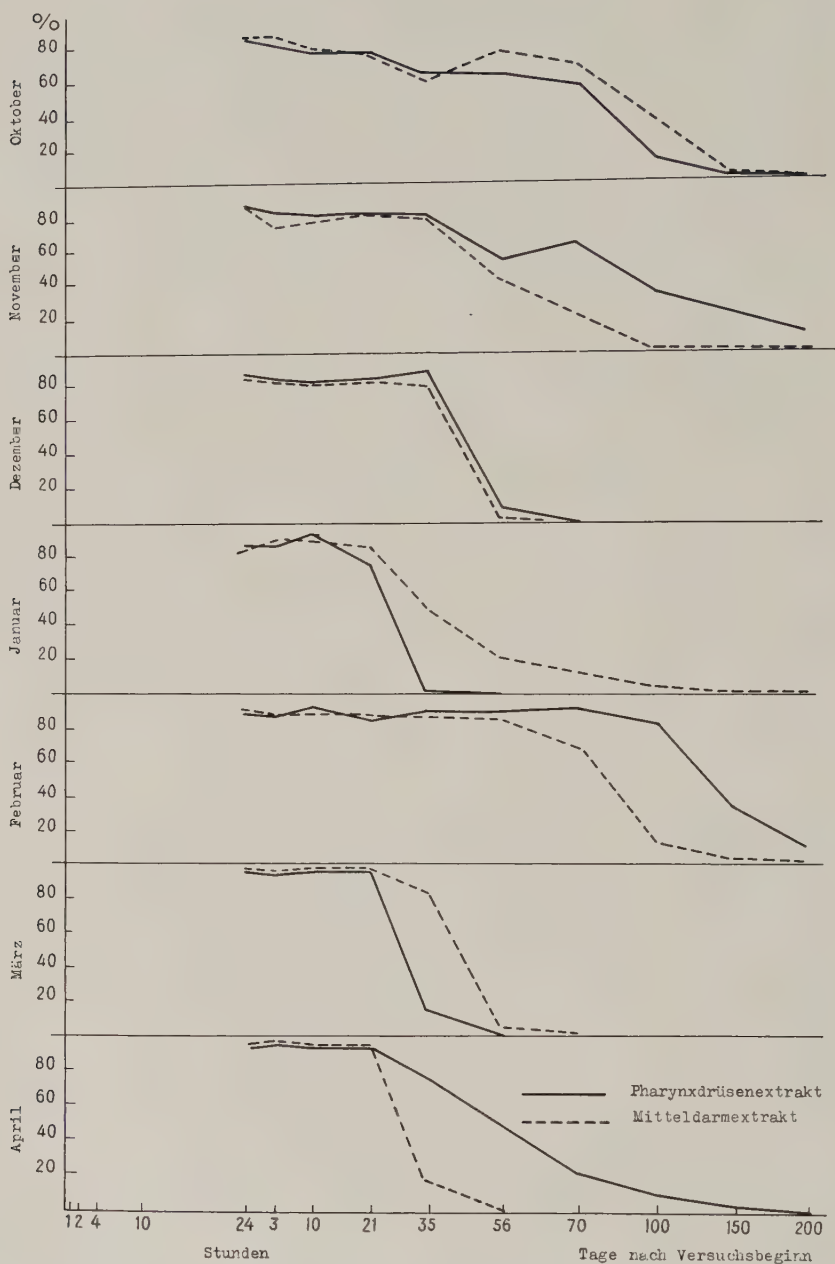


ABB. 11. — Verlauf des Raffinoseabbaus unter der Wirkung des Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextraktes während der Ueberwinterung (dargestellt in Prozenten unabgebauter Raffinose; zu Tabelle 8).

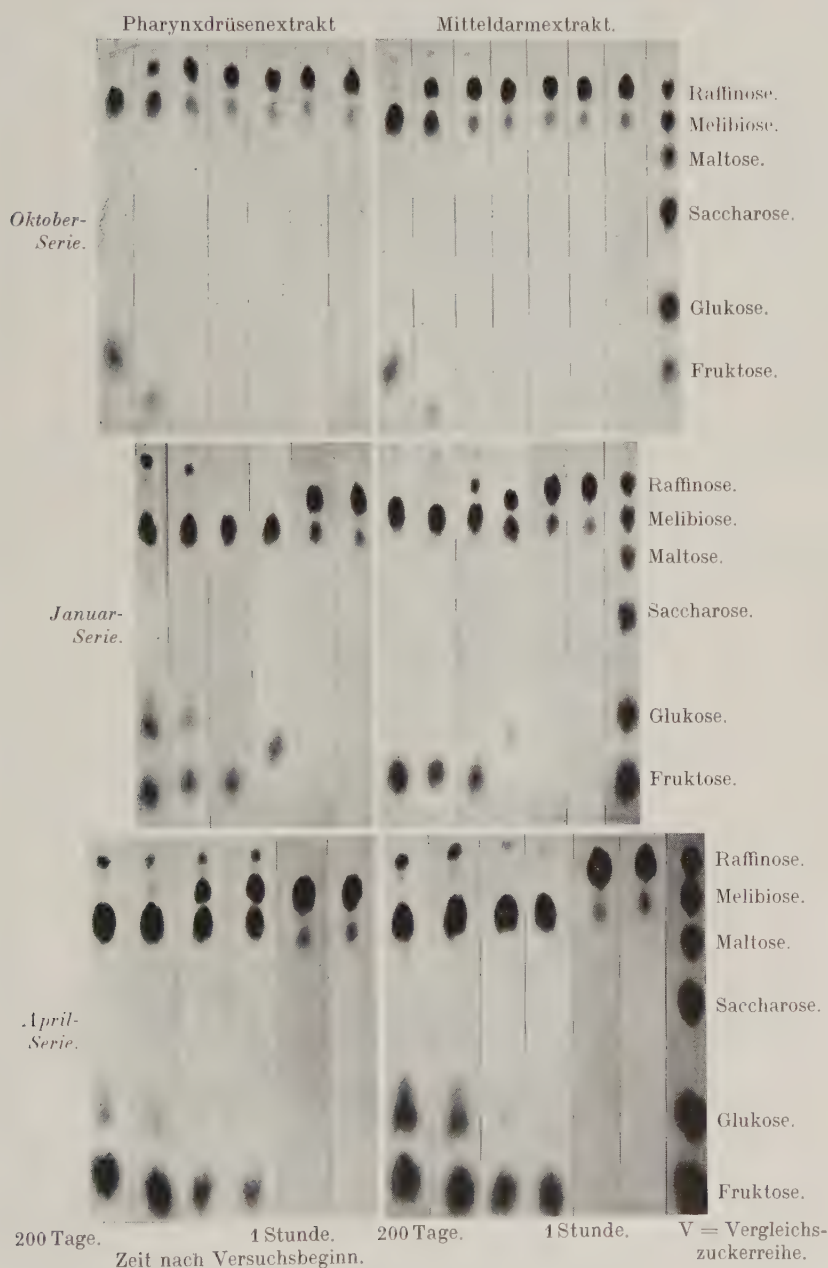


ABB. 12. — Verlauf der Hydrolyse von Raffinose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten: Oktober-, Januar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.

Zeitpunkt der Probenahmen nach Versuchsbeginn :

Oktoberserie : 1, 10, 21, 56, 70, 150 und 200 Tage.

Januar- und Aprilserie : 1, 10, 56, 70, 150 und 200 Tage.

Abbauprodukte der Hydrolyse s. Erklärung zu Tabelle 8.

gemessen werden konnte, lag ihr Anteil zwischen 0,5 und 6,5 %. Sowohl Glukose, wie Galaktose dürften sekundär, aus der Hydrolyse der Melibiose stammen (s. unten). Ausserdem erschienen in den Chromatogrammen oberhalb der Raffinose, ein oder zwei Oligosaccharidflecke, deren Anteil Werte bis zu 14 % erreichte. Vereinzelt fanden sich schwache Zuckerflecke auf der Höhe der Saccharose (Anteil höchstens 2 %, Tab. 8, Abb. 12).

Zwischen Raffinose und den drei weiter oben besprochenen Zuckerarten besteht ein charakteristischer Unterschied im Spektrum der während der Hydrolyse gebildeten Abbauprodukte. In den Saccharose-, Maltose- und Melezitose-Serien kann bei einiger Erfahrung auf den ersten Blick entschieden werden, ob eine Hydrolyse durch das Pharynxdrüsen- oder durch das Mitteldarmferment vorliegt. In den Raffinose-Chromatogrammen fehlen diese charakteristischen Merkmale. Zwischen den beiden Extrakten bestehen zwar Unterschiede im zeitlichen Ablauf der Hydrolyse, nicht aber Unterschiede im Spektrum der gebildeten Abbauprodukte (Abb. 12).

3^o Wirkung der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte auf Melibiose und Trehalose (qualitative Versuche). — Die Versuche mit Melibiose und Trehalose wurden mit den gleichen Extrakten jedoch qualitativ ausgeführt. Im ganzen wurden die Extrakt-Zuckerlösungen in 7 Probenahmen auf Chromatographiepapier gebracht (nach 24 Stunden, 3, 10, 21, 45, 115 und 200 Tagen, in der Dezember- und Februarserie ausserdem noch nach 150 Tagen).

Die Hydrolyse der *Melibiose* setzte sehr spät ein und blieb in den eigentlichen Winterserien schwach. Die ersten Anzeichen einer Aufspaltung erschienen in den Oktober- bis Februarserien der Pharynxdrüsenextrakte frühestens in den Proben nach 115 Tagen, manchmal sogar erst in den Proben nach 150 und 200 Tagen. In den beiden Frühjahrsferien beginnt die Hydrolyse früher, d. h. schon nach 10—21 Tagen (Tab. 9, Abb. 13). Die Mitteldarmextrakte wirkten etwas schneller. Der Abbau begann hier in den Oktober-, Februarserien nach 10—21 Tagen, in der März- und Aprilserie nach 3—10 Tagen. Ähnlich wie bei Sommerbienen wirkten demnach die Mitteldarmextrakte auf Melibiose stärker als die Pharynxdrüsenextrakte.

Als Abbauprodukte der Melibiose erschienen in den Chromatogrammen der Winterserien regelmässig Glukose- und 1—3 Oligosaccharidflecke; Flecke von Galaktose fanden sich nur vereinzelt (Abb. 13, Novemberserie). In der Aprilserie waren in den Chromatogrammen beider Extrakte deutliche Galaktoseflecke vorhanden (Abb. 13). Die Melibiose-Hydrolyse blieb aber in allen Serien schwach und bewirkte auch nach 200 Tagen keine merkliche Abnahme der vorgelegten Zuckermenge.

Wesentlich schneller verlief die Hydrolyse der *Trehalose*, die in 3 Serien nach 24 Stunden, in 4 Serien nach 3 Tagen einsetzte (Tab. 10, Abb. 14). Soweit es sich anhand qualitativer Chromatogramme beurteilen lässt, scheinen die Pharynxdrüsen-Extrakte in den Winterserien (Oktober bis Februar) schneller zu wirken als die Mitteldarmextrakte; in der Aprilserie

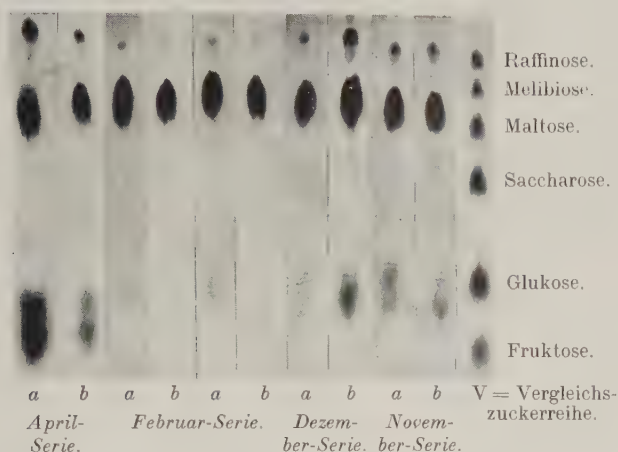


ABB. 13. — Verlauf der Hydrolyse von Melibiose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten : November-, Februar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.
Zeitpunkt der Probenahme nach Versuchsbeginn :
November-, Dezember- und Aprilserie nach 200 Tagen. Februarserie nach 10 und 115 Tagen
a = Pharynxdrüsenextrakt, *b* = Mitteldarmextrakt.

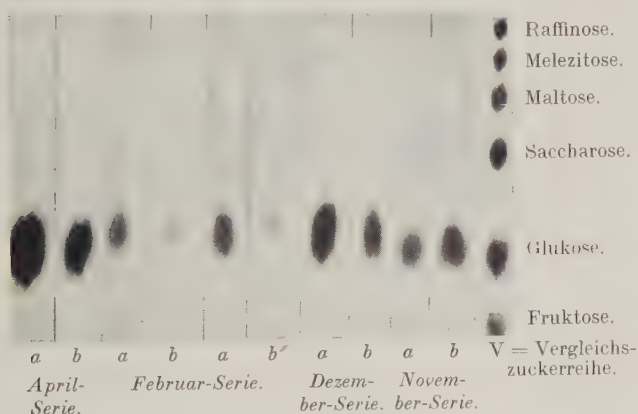


ABB. 14. — Verlauf der Hydrolyse von Trehalose unter der Wirkung von Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakten : November-, Februar- und Aprilserie. Papierchromatogramme zu verschiedenen Zeiten nach Versuchsbeginn angesetzt.
Zeitpunkt der Probenahme nach Versuchsbeginn :
November-, Dezember- und Aprilserie nach 200 Tagen.
Februarserie nach 10 und 115 Tagen.
a = Pharynxdrüsenextrakt, *b* = Mitteldarmextrakt.
Abbauprodukte der Hydrolyse s. Erklärung zu Tabelle 9 und 10.

war das Verhältnis umgekehrt (die Märzserie fällt leider für diese Beobachtungen aus, weil das Röhrchen der Darmextraktlösung bei der Probenahme nach 45 Tagen verunglückte). Dieser Befund bestätigt die früheren Beobachtungen, wonach Trehalose bei Sommerbienen durch den Darmextrakt, bei Winterbienen durch den Drüsenextrakt stärker abgebaut wird (MAURIZIO, 1957, 1959 a).

TABELLE 9. — VERLAUF DER MELIBIOSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES WAHREND DER UEBERWINTERUNG (QUALITATIVE EINSCHAEZUNG).

ZEIT NACH VERSUCHSBEGINN. DATUM DER PROBENAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.				MITTELDARMEXTRAKT.			
	Zuckerarten*.				Zuckerarten*.			
	Glukose.	Galaktose.	Melibiose.	Oligo- saccharide.	Glukose.	Galaktose.	Melibiose.	Oligo- saccharide.
3. Oktober 1957								
24 Stunden			+				+	
3 Tage			+				+	
10 Tage			+				+	
21 Tage			+				+	
45 Tage			+				+	
115 Tage			+	?	?		+	?
200 Tage	±		+	?	+		+	±
1. November 1957								
24 Stunden			+				+	
3 Tage			+				+	
10 Tage			+				+	
21 Tage			+				+	
45 Tage			+		?		+	
115 Tage			+	?	?		+	?
200 Tage	+	±	+	±	+	±	+	±
2. Dezember 1957								
24 Stunden			+				+	
3 Tage			+				+	
10 Tage			+				+	
21 Tage			+				+	
45 Tage			+				+	
115 Tage			+				+	
150 Tage	?		+	?			+	?
200 Tage	?		+	±	±	?	+	±

12. Januar 1958

24 Stunden

3 Tage

10 Tage

21 Tage

45 Tage

115 Tage

200 Tage

?

?

? ? ?

?

+++++

? ?

14. Februar 1958

24 Stunden

3 Tage

10 Tage

21 Tage

45 Tage

115 Tage

150 Tage

200 Tage

? ?

? ?

? ? ? ? ± ±

+++++

? ?

24. März 1958

24 Stunden

3 Tage

10 Tage

21 Tage

45 Tage

115 Tage

200 Tage

? ? ? ? ±

? ?

? ? ? ? ±

+++++

? ?

28. April 1958

24 Stunden

3 Tage

10 Tage

21 Tage

45 Tage

115 Tage

200 Tage

? ? ± ±

? ±

? ? ± ±

+++++

? ?

* Erklärung zu Tabellen 9 und 10 :

++ = sehr starke Flecke. + = starke Flecke. ± = schwache Flecke. ? = sehr schwache Flecke. () = negative Flecke (bei Trehalose).

Abbauprodukte der Hydrolyse : für Melibiose, s. Erklärung zu Tab. 8 ; für Trehalose : „Glukose“ = Glukose. — „Saccharose“ = nicht näher bekanntes Disaccharid. — „Oligosaccharide“ = alle oberhalb der Raffinose lokalisierte holomolekulare Zuckerarten.

TABELLE 10. — VERLAUF DER TREHALOSE-HYDROLYSE UNTER DER WIRKUNG DES PHARYNXDRÜSEN- UND MITTELDARMEXTRAKTES WAHREND DER ÜBERWINTERUNG (QUALITATIVE EINSCHÄTZUNG).

ZEIT NACH VERSUCHSBEGINN. DATUM DER PROBENNAHME.	PHARYNXDRÜSENEXTRAKT.				MITTELDARMEXTRAKT.			
	Zuckerarten*.				Zuckerarten*.			
	Glukose.	Saccharose.	Trehalose.	Oligo- saccharide.	Glukose.	Saccharose.	Trehalose.	Oligo- saccharide.
3. Oktober 1957								
24 Stunden			(—)		?		(—)	
3 Tage	±		(—)		?		(—)	
10 Tage	+		(—)		±		(—)	
21 Tage	+		(—)		+		(—)	
45 Tage	+		(—)		+		(—)	
115 Tage	+		(—)		+		(—)	
200 Tage	++		(—)		++		(—)	
1. November 1957								
24 Stunden			(—)		?		(—)	
3 Tage	?		(—)		±		(—)	
10 Tage	+		(—)		+		(—)	
21 Tage	+		(—)		+		(—)	
45 Tage	+		(—)		+		(—)	
115 Tage	+		(—)		+		(—)	
200 Tage	++		(—)		++		(—)	
2. Dezember 1957								
24 Stunden			(—)		?		(—)	
3 Tage	?		(—)		?		(—)	
10 Tage	±		(—)		?		(—)	
21 Tage	+		(—)		±		(—)	
45 Tage	+		(—)		+		(—)	
115 Tage	+		(—)		+		(—)	
150 Tage	++		(—)	?	+		(—)	
200 Tage	++		(—)	?	+		(—)	

12. Januar 1958 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 45 Tage 115 Tage 200 Tage	? ? ? + ++ ++	() () () () () () () ()			() () () () () () () ()	
14. Februar 1958 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 45 Tage 115 Tage 150 Tage 200 Tage	? ? + ++ ++ ++ ++ ++	() () () () () () () ()	? ?			
24. März 1958 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 45 Tage 115 Tage 200 Tage	? ? ++ ++ ++ ++ ++ +	() () () () () () () ()				
28. April 1958 24 Stunden 3 Tage 10 Tage 21 Tage 45 Tage 115 Tage 200 Tage	? ? ++ ++ ++ ++ ++ ++	() () () () () () () ()	?			

Die Chromatogramme der Trehaloseserien sind besonders interessant, weil dieser Zucker nach Behandlung mit dem Anisidin-Spray als negativer, d. h. heller Fleck auf dunklerem Hintergrund erscheint (Abb. 14). Die Trehaloseflecke sind in den Chromatogrammen zwischen Melezitose und Maltose lokalisiert, reichen aber oft über die Maltoseflecke hinaus.

Als Abbauprodukte der Trehalose erschien in den Chromatogrammen stets Glukose, und gegen Abschluss oft ein über der Trehalose lokalisierter Oligosaccharidfleck (Abb. 14, Dezember-Aprilserie). Dieser zusätzliche Zucker scheint häufiger in den Drüsen-, als in den Darmextraktlösungen gebildet zu werden (Abb. 14).

IV. — ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die vorliegende Untersuchung hatte zum Zweck das Hydrolysierungsvermögen der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene, gegenüber 6 Di- und Trisacchariden im Verlaufe der Ueberwinterung zu prüfen. Die Arbeit wurde mit Bienen der italienischen Rasse (*Apis mellifica* L. var. *ligustica* Spin.) ausgeführt, die in einem Volk der dunklen Landrasse überwinterten. Von Anfang Oktober bis Ende April wurden allmonatlich Bienen entnommen, präpariert und aus Pharynxdrüsen und Mitteldarm wässrige Extrakte hergestellt. Die Extrakte wurden mit Zuckerlösungen gemischt und in gewissen Zeitabständen mit Hilfe der Papierchromatographie verarbeitet, wobei die Hydrolyse von Saccharose, Maltose, Melezitose und Raffinose quantitativ, diejenige von Melibiose und Trehalose qualitativ erfasst wurde (Methodik, s. S. 126-128). Im Vordergrund standen folgende Fragen :

1° Einfluss des pH des Reaktionsmilieus auf den Hydrolyseablauf in langfristigen Versuchen mit papierchromatographischer Auswertung. — Zur Abklärung dieser Frage diente ein Parallelversuch mit unverändertem und durch Pufferlösungen auf den optimalen pH-Bereich eingestellten Extraktlösungen mit Saccharose und Melezitose. Es ergaben sich dabei keine prinzipiellen Unterschiede im Hydrolyseverlauf zwischen den Lösungen mit dem ursprünglichen und dem korrigierten pH-Wert. Dagegen wirkte sich eine Korrektur des pH-Wertes störend auf die Chromatogramme aus, indem darin zusätzliche, aus den Pufferlösungen stammende Flecke erschienen (s. S. 131-136, Abb. 4, 4 a). Mit Rücksicht auf die Keimfreihaltung der Lösungen und zur Verhütung von Störungen in den Chromatogrammen, kann demnach in langfristigen fermentphysiologischen Versuchen mit papierchromatographischer Auswertung von einer Korrektur des pH-Wertes der Zucker-Extraktlösungen abgesehen werden.

2° Ablauf der Hydrolyse in Versuchen zu verschiedenen Zeitpunkten der Winterruhe, im Vergleich zu Versuchen mit Sommerbienen. — Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte aus Winterbienen wirkten im allgemeinen langsamer und schwächer als Extrakte aus Sommerbienen.

Diese für alle 6 geprüften Zuckerarten geltende Beobachtung lässt sich am besten anhand der Saccharose-Hydrolyse während der Ueberwinterung verfolgen.

Die Kurven in Abb. 15 zeigen den prozentualen Anteil abgebauten Saccharose, eine Stunde nach Versuchsbeginn, für die Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakt-Lösungen, in den sieben während des Winters genommenen Proben. Zum Vergleich sind rechts die entsprechenden

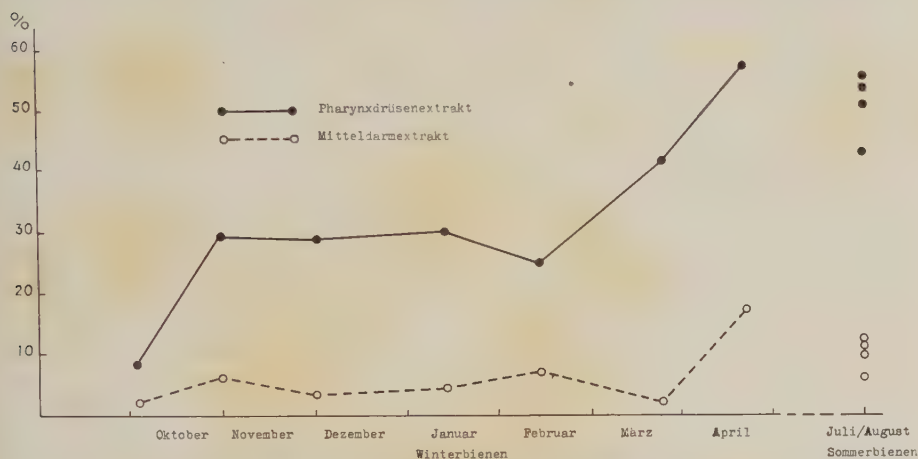


ABB. 15. — Prozentualer Anteil der eine Stunde nach Versuchsbeginn durch Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte abgebauten Saccharose, in den 7 Versuchsserien mit Winterbienen, sowie zum Vergleich in 4 Serien mit Sommerbienen.

Mittelwerte aus vier mit Sommerbienen ausgeführten Versuchsserien eingetragen. Es geht daraus hervor, dass die Hydrolyse für beide Extraktlösungen schon in der Oktoberserie stark verzögert ist und, mit gewissen Schwankungen bis zur Februarserie in diesem Zustand bleibt. Erst in der Märzserie ist beim Drüsenextrakt ein Anstieg des Hydrolysevermögens festzustellen, das in der Ende April genommenen Probe den für Sommerbienen charakteristischen Wert erreicht. Beim Darmextrakt macht sich eine Beschleunigung des Saccharoseabbaus erst in der Aprilserie bemerkbar. Die Wirksamkeit des Pharynxdrüsen- und Mitteldarmfermentes ist demnach während der ganzen Ueberwinterung stark herabgesetzt und erreicht erst im Frühjahr (April) das Niveau der Sommerbienen. Die Wirksamkeitssteigerung der beiden Fermente fällt offenbar zeitlich mit dem Uebergang vom physiologischen Zustand der Winterbiene, zur Sommerbiene zusammen. Dabei muss man sich bewusst bleiben, dass die Aktivierung der Fermentwirkung bei 7—8 Monate alten Bienen, wie der ganze Verlauf der Ueberwinterung von klimatischen Faktoren abhängig ist und nur für mitteleuropäische Verhältnisse gilt. In abweichenden Klimabedingungen, mit einer kürzeren oder längeren Dauer der Winterruhe, kann die Reaktivierung der Fermentwirkung früher oder später eintreten.

3° Spektrum der während der Hydrolyse durch Pharynxdrüsen- und Mitteldarmextrakte entstehenden Abbauprodukte. — Aus der Literatur ist bekannt, dass während der enzymatischen Hydrolyse zusammengesetzter Zucker, nicht nur einfache Zuckerarten entstehen, sondern gleichzeitig durch Gruppenübertragung höhermolekulare Zucker synthetisiert werden. Diese Erscheinung ist auch für den Zuckerabbau unter der Wirkung der invertierenden Fermente des Bienenkörpers charakteristisch, wobei zwischen dem Pharynxdrüsen- und Mitteldarmferment Unterschiede im Spektrum der Abbauprodukte vorhanden sind.

Besonders instruktiv ist das während der Saccharose-Hydrolyse entstehende Zuckerbild. Gemeinsam für Pharynxdrüsen- und Mitteldarmferment ist das Erscheinen von Hexosen (Fruktose, Glukose), Maltose und eines zusätzlichen, wahrscheinlich dem von WHITE & MAHER aus Honig beschriebenen α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid entsprechenden Trisaccharids („a“). Während das chromatographische Bild in den Serien mit Pharynxdrüsenextrakten auf diese Abbauprodukte beschränkt bleibt, ist es in den Darmextrakt-Serien wesentlich mannigfaltiger. Es enthält ausserdem zwei direkt oberhalb und unterhalb der Maltose lokalisierte Flecke von Disacchariden (der obere entspricht der Isomaltose), ein auf der Höhe der Raffinose gelegenes Trisaccharid („b“) und eine Kette höhermolekularer, oft bis zum Startpunkt reichender Oligosaccharide (Abb. 6, S. 144-145).

Die Unterschiede des Zuckerbildes beziehen sich nicht nur auf die Anzahl der Abbauprodukte, sondern auch auf ihren Anteil und ihr gegenseitiges Verhältnis. So bleibt der Anteil von Maltose und α -Maltosyl- β -D-fructofuranosid in den Serien mit Drüsenextrakten stets unter 10 % des Gesamtzuckers, während in den Darmextraktserien beide Zuckerarten mit 10—20 % (maximal 25—28 %) vertreten sind (Tab. 5, S. 144). Charakteristisch für die beiden Fermente scheint auch das gegenseitige Verhältnis der gebildeten Hexosen zu sein. In den Drüsenextraktserien wurde im Herbst und Frühwinter knapp mehr Fruktose als Glukose gebildet ($Fr/Gl = 1,01—1,65$), in den eigentlichen Winterproben fand sich in der Regel mehr Glukose als Fruktose ($Fr/Gl = 0,34—0,93$). In den Serien mit Darmextrakten kam es dagegen oft zu einer deutlichen Anreicherung von Fruktose ($Fr/Gl = 1,15—7,38$, maximal 10—30, Tab. 5, S. 144), wobei unter 1,0 liegende Werte sehr selten und nur gegen Abschluss der Hydrolyse auftraten. Danach handelt es sich beim Mitteldarmferment der Honigbiene, wie schon DUSPIVA (1953) andeutete um eine typische Transglukosidase, welche die Bildung glukosehaltiger Oligosaccharide, unter gleichzeitiger Anreicherung von Fruktose bewirkt. Die Hydrolyse durch das Pharynxdrüsenferment zeigt eher schwankenden Charakter und die Tendenz zum mengenmässigen Ausgleich zwischen den gebildeten Hexose, was vermuten lässt, dass dabei nicht eine, sondern mehrere, verschieden gerichtete Saccharasen wirksam sind.

Einen ähnlichen Verlauf nimmt die Hydrolyse der Maltose. Auch hier werden während des Abbaus neue, z. T. höhermolekulare Zucker synthe-

tisiert, wobei unter der Wirkung des Mitteldarmextraktes ein reichhaltigeres Zuckerbild entsteht, als in den Lösungen des Pharynxdrüsenextraktes (Tab. 6, Abb. 8, S. 145).

Ein charakteristischer Unterschied zwischen den beiden Fermenten besteht im Zuckerspektrum des Melezitoseabbaus. Während in den Serien mit Drüsenextrakten in der Regel Turanose als Zwischenprodukt der Hydrolyse entsteht, fehlt in den Serien mit Darmextrakten dieser Zucker und der Abbau führt direkt zur Bildung von Fruktose und Glukose. Ausserdem erschienen in den Chromatogrammen der Darmextraktlösungen mehrere Flecke höhermolekularer Zuckerarten, während in den Drüsenextraktlösungen meist nur ein Oligosaccharidfleck vorhanden war (Tab. 7, Abb. 10, S. 155).

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Saccharose, Maltose und Melezitose, sind bei der Hydrolyse der Raffinose keine deutlichen Unterschiede im Zuckerspektrum zwischen den beiden Fermenten zu finden. Mit beiden Extrakten verlief die Hydrolyse unter Bildung von Melibiose, Fruktose und Oligosacchariden, wobei als Produkte der sekundären Melibiosespaltung, Galaktose und Glukose erscheinen (Tab. 8, Abb. 12, S. 161).

4^o Affinität der Pharynxdrüsen- und Mitteldarmfermente gegenüber verschiedenen Zuckerarten. — Frühere Versuche hatten gezeigt, dass zwischen dem Pharynxdrüsen- und dem Mitteldarmferment charakteristische Unterschiede der Affinität gegenüber den einzelnen Zuckerarten bestehen. Bei Sommerbienen bewirkten Pharynxdrüsenextrakte einen schnelleren und stärkeren Abbau der Saccharose und Maltose; Melezitose, Raffinose, Melibiose und Trehalose wurden dagegen von Mitteldarmextrakten schneller angegriffen. Ein Vorversuch mit Winterbienen liess nicht nur eine allgemeine Verlangsamung des Hydrolyseablaufs erkennen, sondern gelegentlich eine Umkehrung der Affinität der beiden Extrakte gegenüber den vorgelegten Zuckern (MAURIZIO, 1957, 1959 a). Diese Vermutung bestätigte sich bis zu einem gewissen Grade durch die vorliegende Untersuchung. Zu einer deutlichen „Umkehrung“ der Affinität der beiden Extrakte kam es vor allem in den Versuchen mit Winterbienen gegenüber Maltose, Raffinose und Trehalose, während in den Serien mit Melezitose und Melibiose zwar keine „Umkehrung“ aber doch eine weitgehende Angleichung der Wirksamkeit der Drüsen- und Darmextrakte stattfand. Nur gegenüber Saccharose waren zwischen Extrakten aus Sommer- und Winterbienen keine deutlichen Unterschiede der Affinität festzustellen (Tab. 5—10, Abb. 5, 7, 9, 11). Es scheint demnach, dass die Affinität der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene gegenüber gewissen Zuckerarten von physiologischen, mit dem Zustand der Bienen verbundenen Faktoren abhängig ist.

Summary.

In the present study, the hydrolysing effect of the inverting enzymes in the pharyngeal glands and midgut of the honeybee on six disaccharides and trisaccharides during the overwintering was examined. This investigation, for which paper chromatography was used, was carried out on bees of the Italian race (*Apis mellifica* L., var. *Ligustica* Spin.). The hydrolysis of sucrose, maltose, melezitose and raffinose was estimated quantitatively, and that of melibiose and trehalose qualitatively. The following questions were examined:

1° Influence of the pH value of the reaction medium on the course of the hydrolysis in experiments lasting for a long time and evaluated by means of paper chromatography.

2° Course of the hydrolysis in experiments at various moments of the winter rest, in comparison with experiments carried out on summer bees.

3° Spectrum of the breakdown products formed during hydrolysis by extracts from the pharyngeal glands and the midgut.

4° Affinity of the enzymes of the pharyngeal glands and of the midgut towards various sugars.

The results of this investigation are contained in tables 1 to 10, figures 1 to 15 and the discussion on page 170-173.

Résumé.

Dans le présent travail, on a étudié le pouvoir hydrolysant des invertases des glandes pharyngiennes et de l'intestin moyen de l'abeille sur six disaccharides et trisaccharides, au cours de l'hivernage. Ces recherches ont été effectuées sur des abeilles de la race italienne (*Apis mellifica* L., var. *Ligustica* Spin.), à l'aide de la chromatographie sur papier. On a procédé à l'examen quantitatif de l'hydrolyse du saccharose, du maltose, du mélézitose et du raffinose et à l'examen qualitatif de l'hydrolyse du mélibiose et du tréhalose. Les questions suivantes ont été examinées :

1° Influence du pH du milieu réactif sur le déroulement de l'hydrolyse lors d'essais à long terme, évalués à l'aide de la chromatographie sur papier.

2° Déroulement de l'hydrolyse lors d'essais à divers moments de l'hivernage, en comparaison d'essais effectués sur des abeilles d'été.

3° Spectre des produits de décomposition formés au cours de l'hydrolyse par des extraits de glandes pharyngiennes et de l'intestin moyen.

4° Affinité des invertases des glandes pharyngiennes et de l'intestin moyen envers divers sucres.

Pour les résultats de ces recherches, voir tableaux 1 à 10, figures 1 à 15 et discussion, pages 170-173.

LITERATUR

- BACON (J. S. D.), 1954. — The oligosaccharides produced by the action of yeast invertase preparations on sucrose (*The Biochemic. Journ.*, **57**, 320-328).
- BACON (J. S. D.) & EDELMAN (J.), 1950. — The action of invertase preparations (*Arch. Bioch.*, **28**, 467-68).
- BLANCHARD (P. H.) & ALBON (N.), 1950. — The inversion of sucrose: a complication (*Arch. Biol.*, **29**, 220).
- DUSPIVA (F.), 1953. — Der Kohlehydratumsatz im Verdauungstrakt der Rhynchoten, ein Beitrag zum Problem der stofflichen Wechselbeziehungen zwischen saugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen (*Mitt. Biol. Zentralanstalt, Berlin-Dahlem*, **75**, 82-89).
- DUSPIVA (F.), 1954. — Enzymatische Prozesse bei der Honigtaubildung der Aphiden (*Verh. D. Zool. Ges., Tübingen*, 440-447).
- FUHRMANN (F.), 1941. — Elektrochemische pH-Messungen mit kleinen Lösungsmengen. Springer.
- GOLDSCHMIDT (St.) & BURKERT (H.), 1955. — Ueber das Vorkommen einiger im Bienenhonig bisher unbekannter Zucker (*Hoppe Seyler's Z. f. phys. Chem.*, **300**, 188-200).
- GONTARSKI (H.), 1953. — Ueber physiologische Unterschiede bei Bienen verschiedener Abstammung (*Z. f. Bienenforsch.*, **2**, 98-108).
- GONTARSKI (H.), 1954. — Fermentphysiologische Studien an Bienen. I. Das physikochemische Verhalten der kohlehydratspaltenden Fermente a) invertierende Fermente (*Verh. d. Ges. ang. Entom. e. V.*, 186-197).
- GONTARSKI (H.), 1957. — Eine Halbmikromethode zur quantitativen Bestimmung der Invertase im Bienenhonig (*Z. f. Bienenforsch.*, **5**, 41-45).
- MAURIZIO (A.), 1954. — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Landw. Jahrbuch d. Schweiz*, **68**, 115-182).
- MAURIZIO (A.), 1957. — Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). 1. Sommerbienen der Krainer- und Nigra-Rasse (*Insectes Sociaux*, **4**, 225-243).
- MAURIZIO (A.), 1959 a. — Breakdown of sugars by inverting enzymes in the pharyngeal glands and mitgut of the honeybee. 2. Winter bees (Carniolan and Nigra) (*Bee World*, **40**, 275-283).
- MAURIZIO (A.), 1959 b. — Papierchromatographische Untersuchungen an Blütenhonigen und Nektar (*Annales de l'Abeille*, **4**, 291-341).
- PHILLIPS (E. F.), 1927. — The utilization of carbohydrates by honeybees (*J. Agric. Res.*, **35**, 385-428).
- SULSER (H.), 1954. — Quantitative Papierchromatographie mit dem photoelektrischen Leukometer. 7. Mitteilung über Anwendung der Papierchromatographie auf lebensmittelchemische Probleme (*Mitt. Lebensm. Untersuchung und Hygiene*, **45**, 518-527).
- VOGEL (B.), 1931. — Ueber die Beziehungen zwischen Süßgeschmack und Nährwert von Zuckern und Zuckeralkoholen bei der Honigbiene (*Z. vergl. Physiol.*, **14**, 273-347).
- WALLENFELS (K.), 1953. — Gruppenübertragung im Bereich der Carbohydrasen (*In Biologie und Wirkung der Fermente*, 4. Coll. Ges. phys. Chemie, Mosbach, Springer).
- WALLENFELS (K.) & BERNT (E.), 1952. — Ueber die gruppenübertragende Wirkung von disaccharid-spaltenden Enzymen (*Angew. Chemie*, **64**, 28-30).
- WATANABE (T.) & ASO (K.), 1960. — Studies on honey II. Isolation of Kojibiose, Nigeriose, Maltose and Isomaltose from honey (*Tohoku J. of Agric. Res.*, **11**, 109-115).
- WHITE (J. Jr.), 1952. — The action of invertase preparations (*Arch. Bioch.*, **39**, 238-240).
- WHITE (J. Jr.) & HOBAN (N.), 1959. — Composition of honey. IV. Identification of the disaccharides (*Arch. Bioch.*, **80**, 386-392).
- WHITE (J. Jr.) & MAHER (J.), 1953. — α -Maltosyl- β -D-fructofuranoside, a trisaccharide enzymically synthesized from sucrose (*J. Am. Chem. Soc.*, **75**, 1259-60).

NEST STRUCTURE AND SIZE DISTRIBUTION IN THE GENUS
TRINERVITERMES (ISOPTERA, TERMITIDÆ,
NASUTITERMITINÆ) IN WEST AFRICA

by
W. A. SANDS, M. Sc.

[Termite Research Unit, c/o British Museum (Nat. Hist.), London, S. W. 7.]

Introduction

This paper is one of a series of comparative studies of the biology and ecology of five species of *Trinervitermes* which occur in Nigeria and Ghana in West Africa, namely:

<i>T. ebenerianus</i> Sjöstedt		<i>T. auriterræ</i> Sjöstedt
<i>T. carbonarius</i> Sjöstedt		<i>T. suspensus</i> (Silvestri)
<i>T. æconomus</i> (Trägårdh)		

They may all be found in a single locality in the overlapping parts of their geographical ranges. This has led to an investigation of some of the adaptive differences which enable the coexistence of closely related congeneric species; these might otherwise be expected to compete with one another for the same resources, resulting in the elimination of the less efficient competitors. It is proposed to discuss this further in subsequent papers, the present being confined to one aspect only of this problem, namely the observable differences in their nest and mound structure, which are related to their environmental requirements.

The genus *Trinervitermes* belongs to the subfamily *Nasutitermitinæ*, characterised by the modification of the head capsule of the soldier caste, in which the frons and vertex are produced into a tube terminating in the fontanelle or opening of the frontal gland, and the mandibles are reduced to vestigial lobes. The frontal gland produces a defensive secretion poisonous to ants and other small predators. This structure has resulted in their being called "Snouted Harvester Termites" in South Africa, where their habit of collecting large quantities of grass fragments in their mounds has caused serious damage to grazing (Coaton, 1948; Hartwig, 1955, 1956). The "harvesting" habit is not developed to the same extent in all members of the genus however, and this is reflected in differences in the nests. The following descriptions are based on observations of large

numbers of mounds in the course of general collecting in West Africa, and the more detailed measurement data which follow were obtained during ecological investigations in Northern Nigeria.

Results and discussion

A. NEST STRUCTURE IN *TRINERVITERMES*. — The five species are ground dwelling termites, but not all of them produce well developed mounds.

a) *T. ebenerianus* Sjöstedt. — This is the commonest and most widely distributed species, which in the majority of habitats builds a low mound, seldom more than 24 inches high, though the maximum is about 30 inches. Its mounds are extremely numerous in the open savannah woodlands of the southern, moister type, the northern *Isoberlinia*, and drier "Sudan" types (Keay *et al.*, 1959, vegetation types numbers 16, 17 and 20 respectively). The colony may occupy a number of mounds, some of which are used merely as foraging shelters, being filled with grass cuttings at the height of the growing season and often abandoned at other times of the year. The mound of this species was briefly described by Sjöstedt (1926 a).

The surface of the mound when newly built is rough and granular, and it consists of one or more domes or rounded columns, with shallow depressions between their convex upper surfaces if more than one are present. These domed sections have their surfaces broken into smaller convexities which show on the exterior the shape of the galleries within them (Plate I, fig. 1). The method of construction of this type of mound was described by Grassé (1959). After weathering the surface is smoother and the walls are usually thicker. The older surfaces of a live mound are often spotted with small patches of newer material which are the closed foraging holes of the last few days.

The internal structure of the mound consists of a framework of curving floors and pillars, rather than the system of chambers connected by tunnels common to most other termites. It is in effect the reverse of the more common form, with the result that when a mound is shared with termites of another genus the workings are often so closely interlinked as to appear complementary. Very thin and uniform walls then separate the two, and little mound volume is wasted. This internal structure is common to all species of *Trinervitermes*, as also is the dark brown or black lining of the nest. This has a slightly roughened or shagreened surface pattern, and is faecal in origin. Newer extensions of the mound develop this lining only slowly as the deposits of faeces accumulate (Plate II, figs. 7 and 9).

b) *T. carbonarius* Sjöstedt. — This species is much less abundant than *T. ebenerianus*, and its mature mounds are more massive, thicker walled structures which appear to be found more frequently in slightly raised

sites. These may be naturally occurring banks or hummock, or the old and derelict mounds of some of the larger *Macrotermitinae*. The mounds are usually in the open, surrounded by an area of bare soil in contrast to those of *T. ebenerianus* which are often completely surrounded by tall grass. Emerson (1928) also recorded this habit of *T. carbonarius*, in the moister savannah vegetation of the N. E. Congo, where they were found on bare ground, near pathways, or the open spaces provided by rhinoceros wallows, or near the base of large termite hills.

In the northern *Isobertlinia* savannah-woodland, its mound is rarely larger than 3 feet in diameter and 18 inches high, but in the southern moister savannah, and the forest-savannah mosaic (Keay *et al.*, type 8), it may reach 4-5 feet in height and diameter. These large mounds have also been found deep in the forest zones, in clearings and along road verges. The outer surface of new workings is coarser with larger undulations than in *T. ebenerianus*, and the holes from which foraging workers emerge at night are often left open. Subsidiary foraging mounds are less often constructed in this species, though grass cuttings are stored in the mounds (Plate I, figs. 2 and 3).

c) *T. æconomus* (Trägårdh). — The mounds of this species closely resemble the smaller sized *T. carbonarius* in size and texture, both when new and weathered. It often makes use of parts of the mounds of various *Macrotermitinæ*, and is frequently found in more shaded situations than the other two species. Its mound is usually easily recognisable by the considerable numbers of open foraging holes in evidence, often large arched openings one to two inches in height round the base of the mound. Subsidiary foraging shelters are uncommon in this species. Internally the mound is devoid of grass cuttings, and the shagreened pattern of the dark lining is slightly more distinct than in the other two species (Plate I, figs. 4, 5 and 6).

Trägårdh (1903) described the mounds of *T. æconomus* as containing stored fragments of plant material. He stated that many such were examined, but appears to have described the species from only one vial of specimens. It therefore seems probable that the specimens collected did not correspond to the mound description, which is characteristic of the much commoner *T. ebenerianus*, also occurring in the same areas of the Sudan from which *T. æconomus* was described. Trägårdh was not aware of any specific distinction, which was not recognised until *T. ebenerianus* was described by Sjöstedt (1926 c).

d) *T. auriterræ* Sjöstedt. — Though more commonly found in the mounds of other species or genera of termites, *T. auriterræ* occasionally builds a small single-domed mound outwardly resembling those of *T. ebenerianus*, usually in sheltered situations. The nests of this species do not contain stored grass fragments. They are of particular interest because the pattern of the dark faecal lining is deep-cut and distinct,

resembling that which occurs in the nests of some *Nasutitermes*, and being distinctly different from the other four *Trinervitermes* described here (Plate II, fig. 10). It has also been recorded as constructing small earth tunnels up trees on a few occasions. The original record of *T. auriterræ* from the Gold Coast by Sjöstedt (1926 *b*) was from a mixed nest with *Amitermes evuncifer* Silv. in the damaged base of a palm tree.

e) *T. suspensus* Silvestri. — This species is usually found in the abandoned and derelict mounds of *T. ebenerianus*, or more particularly in the numerous mounds of *Cubitermes* sp. which occur on shallow grey soils overlying vesicular laterite. It rarely builds a mound of its own, and those that do occur are weak structures surrounding grass tussocks or tree stumps in protected positions. The mound recorded by Silvestri (1914) for this species was probably that of *T. ebenerianus* reoccupied, particularly since he also records it as sharing a mound with *Thoracotermes brevinotus*. In the latter case the mound may not have been constructed by either species, being a broad dome rather than the cylindrical form typical of *Thoracotermes* (Plate II, fig. 8).

T. suspensus stores substantial quantities of grass fragments in its nests.

B. SIZE DISTRIBUTION IN TRINERVITERMES MOUNDS. — The sizes of *Trinervitermes* mounds were recorded by taking the longest and shortest diameters. The area covered by each mound was assumed to be approximately the sum of the area of a circle with the lesser diameter and a rectangle with one side equal to the lesser diameter and the other the difference between this and the greater diameter. The "mean diameter" was then expressed as that of a circle of equivalent area. This treatment agreed reasonably well with the shape of the majority of the mounds, and thus gave greater accuracy for comparative purposes than the use of the ordinary geometric mean diameter.

The largest mounds recorded were those of *T. carbonarius* in which the mean diameter was approximately 18 inches. The mounds of *T. æconomus* had a mean diameter of 15 inches, and those of *T. ebenerianus*, 10 inches. The other two species did not produce mounds often enough to permit estimation; such as were found were only a few inches in diameter.

A total of 943 mounds of *T. ebenerianus* were measured, and from these a frequency distribution of size was constructed. This departed significantly from normality, being skewed to the left and showing distinct kurtosis. It is suggested that an explanation for the shape of this distribution graph may be obtained from consideration of the habits of the termites. The winged reproductive castes fly from their parent mounds during a limited period of a few weeks each year in the early part of the wet season. The foundation of new colonies, and the mounds which arise from them, therefore forms an annual rhythmic cycle. The process of mound construction is also largely controlled by climate, in that the greater part of expansion or new construction takes place during and

immediately after the wet season. Thus the cyclic effect of colony foundation is reinforced by the similar effect of cyclic building activity. The measurements were taken in a period of two months from late November to early January, when there was practically no termite activity outside the mounds, either building or foraging.

The sizes reached by mounds of the same age in a large sample series may be expected to be distributed normally about the mean for that age. The sample of live mounds examined at the inactive part of the year

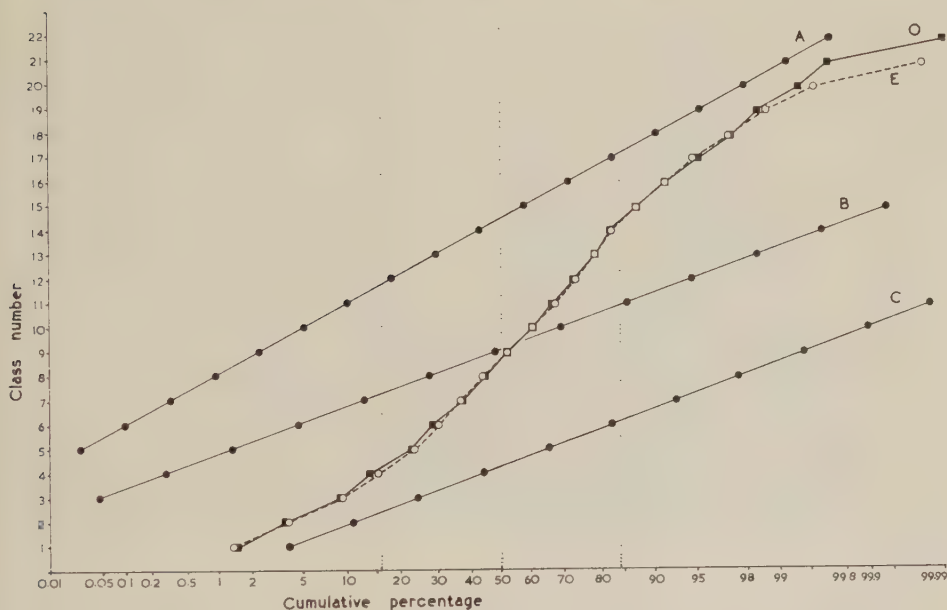


FIG. 1. — Mound size frequencies plotted as cumulative percentages on the probability scale against class marks on a linear scale. O, observed curve; E, expected curve, resultant of component normal distributions A, B, and C. Vertical dotted lines give positions of means (50 % line) and standard deviations of component distributions.

included measurements of all ages, and the frequency distribution of sizes is therefore considered to be the resultant of the component normal distributions for successive years.

A graphical method of analysis of polymodal frequency distributions by means of "probability" graph paper was described by Harding (1949), for use with taxonomic measurement data. In the present case, by making use of Harding's method, it was found that two hypothetical component distributions could not be satisfactorily fitted to the data. Three component distributions were found to give an expected resultant which did not significantly depart from the observed results. Four component distributions were also found which fitted the observed results reasonably well, but their resultant was nearer to significant departure from the observed data than that of the three.

The cumulative percentage frequencies are plotted on the probability scale against their class marks on a linear scale in figure 1, which also shows the three component normal distributions as straight lines, and their resultant as a dotted curve superimposed on the observed curve. In

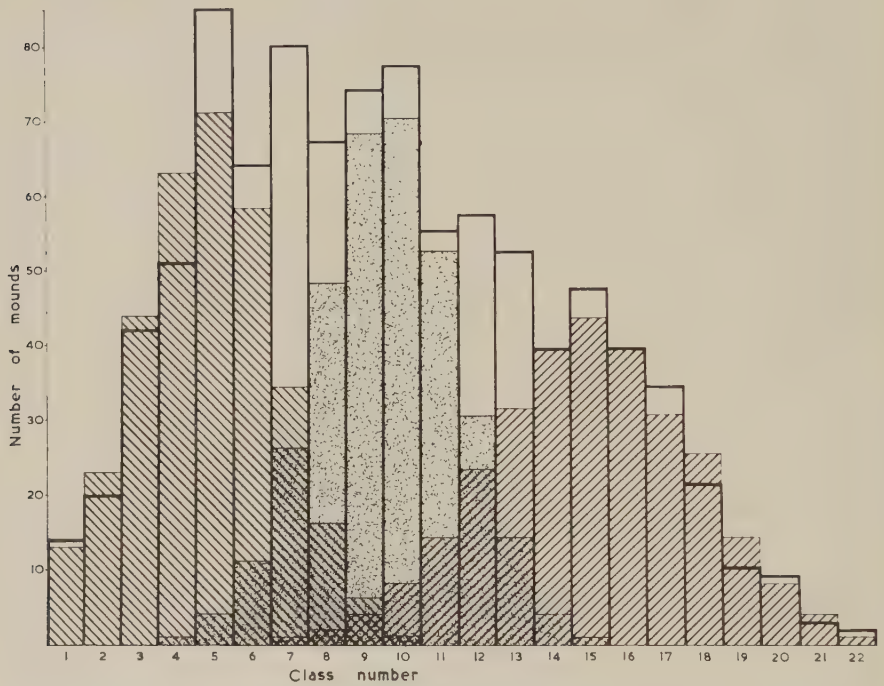


Fig. 2. — Observed size distribution (unshaded, bold outline) with component normal distributions superimposed (each shaded differently, narrow outlines).

figure 2 the three component distributions are superimposed on the histogram of the total frequency distribution. The equivalent graphs for the four components are not shown, since they are essentially similar. A comparison of the three and the four distributions is given in table 1. Observations have indicated that mounds up to 9 or 10 inches in diameter could arise in one season in favourable circumstances, and it is therefore thought unlikely that the observed distribution contains more than four components, particularly since the fit with four is less satisfactory than with three.

Conclusions.

It would appear that in the population of *T. ebenerianus* studied, a mean diameter of 15-16 inches was reached in three to four years, after which any increase in size was slower and colony expansion probably took

TABLE 1.—POSSIBLE COMPONENT DISTRIBUTIONS OF TOTAL SIZE DISTRIBUTION.

CLASS.		OBSERVED FREQUENCY.	EXPECTED FREQUENCY BASED ON TRIMODAL DISTRIBUTION				EXPECTED FREQUENCY BASED ON QUADRIMODAL DISTRIBUTION					
No.	Mean diam.		components.			tot.	components.				tot.	
1	1.5 in.	14	13			13	12				12	
2	2.5	20	23			23	22				22	
3	3.5	42	44			44	43				43	
4	4.5	51	63	1		64	59	1			60	
5	5.5	85	71	4		75	68	6			74	
6	6.5	64	58	11		69	51	15			66	
7	7.5	80	34	26	1	61	33	36	3		72	
8	8.5	67	16	48	2	66	15	55	6		76	
9	9.5	74	6	68	4	78	5	53	17		75	
10	10.5	77	1	70	8	79	2	33	31		66	
11	11.5	55	52	14		66	12	46	1		59	
12	12.5	57	30	23		53	4	55	2		61	
13	13.5	52	14	31		45	1	46	6		53	
14	14.5	39	4	39		43		30	14		44	
15	15.5	47	1	43		44		15	24		39	
16	16.5	39		39		39		6	32		38	
17	17.5	34		30		30		2	32		34	
18	18.5	21		25		25			24		24	
19	19.5	10		14		14			14		14	
20	20.5	9		8		8			6		6	
21	21.5	3		4		4			2		2	
22	22.5	2		1		1			1		1	
TOTALS		943	329	329	285	943	310	219	257	157	943	
Means			4.75	9.58	14.97		4.72	8.74	11.92	16.50		
Standard deviations			1.85	1.81	2.70		1.86	1.48	1.92	1.92		
Degrees of freedom = $n = 21 - 9 = 12$ $\chi^2 = 17.408$ P = more than 10 %, less than 20 %						$n = 20 - 12 = 8$ $\chi^2 = 14.678$ P = more than 5 %, less than 10 %						

place mainly by the erection of supplementary mounds. There were a very few (1% of the total population) mounds with a mean diameter over 23 inches and these have been disregarded in the analysis since it is considered that they were abnormal, possibly arising through very slowly continued expansion or by recolonisation and partial extension. These very large mounds were wide spreading low structures which were usually sparsely populated, the densest communities occurring in the "optimum"

sized mounds. The probable mean annual increment of mounds would seem to be 4-5 inches diameter. Other populations of *T. ebenerianus* mounds may have different size distributions resulting from the effects of differing environments on the rate of growth and number of mounds.

It was stated by Coaton (1948) that in South Africa the bulk of the supplementary mounds were deserted by the termites when grass supplies increased. In Northern Nigeria many apparently deserted mounds existed, though in view of the abundance of grasses it is unlikely that the shortage of food was the reason for increased mound construction. The reverse would seem to be more probable in that extra mounds appeared in the peak growth periods, presumably facilitating the exploitation of the increased resources. The original breeding mound would probably be permanently inhabited during the life of the colony, and it is therefore thought that the number of original breeding mounds may correspond approximately to the magnitude of the distribution of largest sized mounds. This would allow for a lower proportion of breeding mounds among the smaller sizes, and a few larger sized secondary mounds. It can thus be considered unlikely that the mean number of mounds per colony is greater than six or less than three in the area studied.

No satisfactory method of identifying original breeding mounds has been devised. The king and queen were seldom found, since in *Trinervitermes* there appears to be no true queen cell, and the comparatively mobile queen is easily overlooked; no estimate of mean colony numbers could be achieved in this way. The method described above is the simplest by which such an estimate can be obtained. The very limited numbers of the mounds of the other species restricted its use to *T. ebenerianus* in this instance. There is however little doubt that the size distributions of the other species follow a different pattern which would reflect the less frequent occurrence of subsidiary mounds. The larger mounds of *T. carbonarius* must result from continued expansion over a longer period, and the age of the very large mounds which occur in the more southern vegetation zones is likely to be measured in decades.

Summary.

This paper is one of a series of comparative studies of the biology and ecology of five species of *Trinervitermes* occurring in West Africa. The nest structure of each is described in detail, and specific differences are given. The largest mounds are those of *T. carbonarius* followed by *T. æconomus* and *T. ebenerianus* in that order. *T. auriterræ* and *T. suspensus* do not produce mounds sufficiently often for their average size to be estimated. Large numbers of measurements of *T. ebenerianus* mounds have been used to construct a frequency distribution of size, which is considered to be the resultant of three or four component normal distributions. These are thought to arise from the seasonal activities of

the termites, each distribution representing the mounds of one year. On the basis of this hypothesis it is suggested that in the population examined the mean annual increment of mounds is four to five inches diameter; colony expansion is probably by the erection of supplementary mounds after the primary mounds reach three or four years of age. The mean number of mounds per colony is probably between three and six.

Résumé.

On a décrit en détail la construction des nids de cinq espèces de *Trinervitermes* en Afrique Occidentale, montrant les différences inter-spécifiques. Parmi les termitières la plus grosse est construite par *T. carbonarius*, suivi de *T. aconomus* et *T. ebenerianus* dans cet ordre. Les *T. auriterræ* et *T. suspensus* ne bâtissent que rarement les termitières et on ne peut pas obtenir la moyenne statistique de leur grosseur. On a déterminé chez les termitières de *T. ebenerianus* une fréquence de tailles, composée on pense de trois ou quatre distributions normales interactives. On présente l'hypothèse que celles-ci sont déterminées par les activités en saison, chaque distribution représentant les termitières construites en une seule année, et que l'augmentation annuelle est en moyenne de 10 à 12 centimètres en diamètre; l'expansion des colonies après que les termitières originales ont atteint leur grosseur habituelle après trois ou quatre ans est due aux termitières supplémentaires. Le nombre moyen de nids dans une colonie est probablement entre trois et six.

Zusammenfassung.

Dieser Artikel gehört zu einer Reihe von vergleichenden Studien der Biologie und Ökologie von fünf Arten von *Trinervitermes*, die in Westafrika vorkommen. Die Neststruktur wird für jede Art im einzelnen beschrieben, und die speziellen Unterschiede werden hervorgehoben. Der Grösse nach angeordnet stehen die Hügel von *T. carbonarius* an erster, die von *T. aconomus* an zweiter und die von *T. ebenerianus* an dritter Stelle. *T. auriterræ* und *T. suspensus* bauen nur selten Hügel, und ihre durchschnittliche Grösse ist deshalb nicht abzuschätzen. Eine Bestimmung der Häufigkeitsverteilung der Grösse wurde an Hand von zahlreichen Messungen an *T. ebenerianus* Hügeln durchgeführt. Diese Häufigkeitsverteilung wird als die Resultante von drei oder vier normalen Verteilungskomponenten angesehen. Es ist anzunehmen, dass diese Komponenten durch die Tätigkeit der Termiten während der verschiedenen Jahreszeiten entstehen, so dass jede Verteilung die während eines Jahres angelegten Hügel darstellt. Auf Grund dieser Hypothese würde sich ergeben, dass für die untersuchte Population die mittlere jährliche Zunahme des Durchmessers der Hügel 10-12 cm beträgt. Die Ausdehnung der Kolonie erfolgt

durch Anlage zusätzlicher Hügel, wenn die ursprünglich vorhandenen drei bis vier Jahre alt sind. Jede kolonie besitzt im Durchschnitt drei bis sechs Hügel.

LITERATURE

- COATON (W. G. H.), 1948. — *Trinervitermes* species. The Snouted Harvester Termites (*Union of S. Africa, Dept. Agric. Bull.*, No. 261).
- EMERSON (A. E.), 1928. — Termites of the Belgian Congo and the Cameroon (*Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **57**, 401-574).
- GRASSÉ (P. P.), 1959. — La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La Théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs [*Insectes Sociaux*, **6** (1), 42-83].
- HARDING (J. P.), 1949. — The use of Probability Paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions (*J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **28**, 141-153).
- HARTWIG (E. K.), 1955. — Control of Snouted Harvester Termites [*Fmg. in S. Africa*, **30** (353), 361-366]. 1956. — The determination of the population distribution in *Trinervitermes* nests as a basis for control measures (*Boll. Lab. zool. Portici*, **33**, 629-639).
- KEAY (R. W. J.) *et al.*, 1959. — *Vegetation Map of Africa, South of the Tropic of Cancer*. Publ. on behalf of L'Association pour l'Étude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale, with the assistance of U. N. E. S. C. O., Oxford University Press.
- SILVESTRI (F.), 1914. — Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale (*Boll. Lab. zool. Portici*, **9**, 1-146).
- SJÖSTEDT (Y.), 1926 *a.* — Revision der Termiten Afrikas [*K. svenska Vetensk. Akad. Handl.* (3), **3** (1), 1-419]. 1926 *b.* — Neue Termiten aus der Goldküste [*Ark. Zool.*, **18** (12), 1-5]. 1926 *c.* — Wissenschaftliche Ergebnisse der... von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. XXI. Isoptera. (Anhang: Einige Beobachtungen an Termitenbauten von R. Ebner.) (*Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, 100, 71-76.)
- TÄRGÅRDH (I.), 1903. — Termiten aus dem Sudan (*Jägerskiöld, Res. swed. zool. Exped. Egypt and White Nile*, **12**, 1-47).

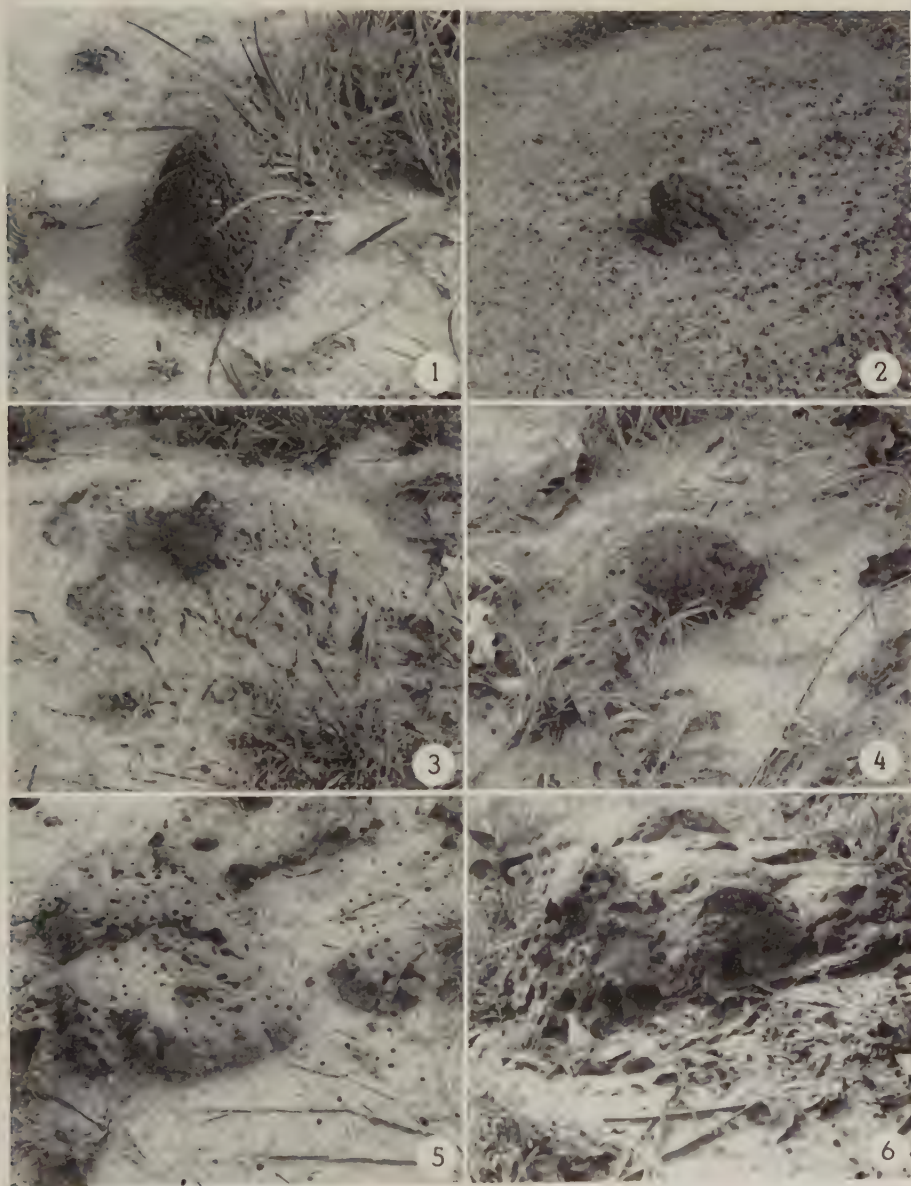


PLATE I

FIG. 1. — Mound of *T. ebenerianus*.

FIG. 2. — Very young supplementary mound of *T. carbonarius*.

FIG. 3. — Older mound of *T. carbonarius*.

FIG. 4. — Young supplementary mound of *T. aconomus*.

FIGS. 5 and 6. — Older mounds of *T. aconomus* showing the conspicuous open foraging holes.

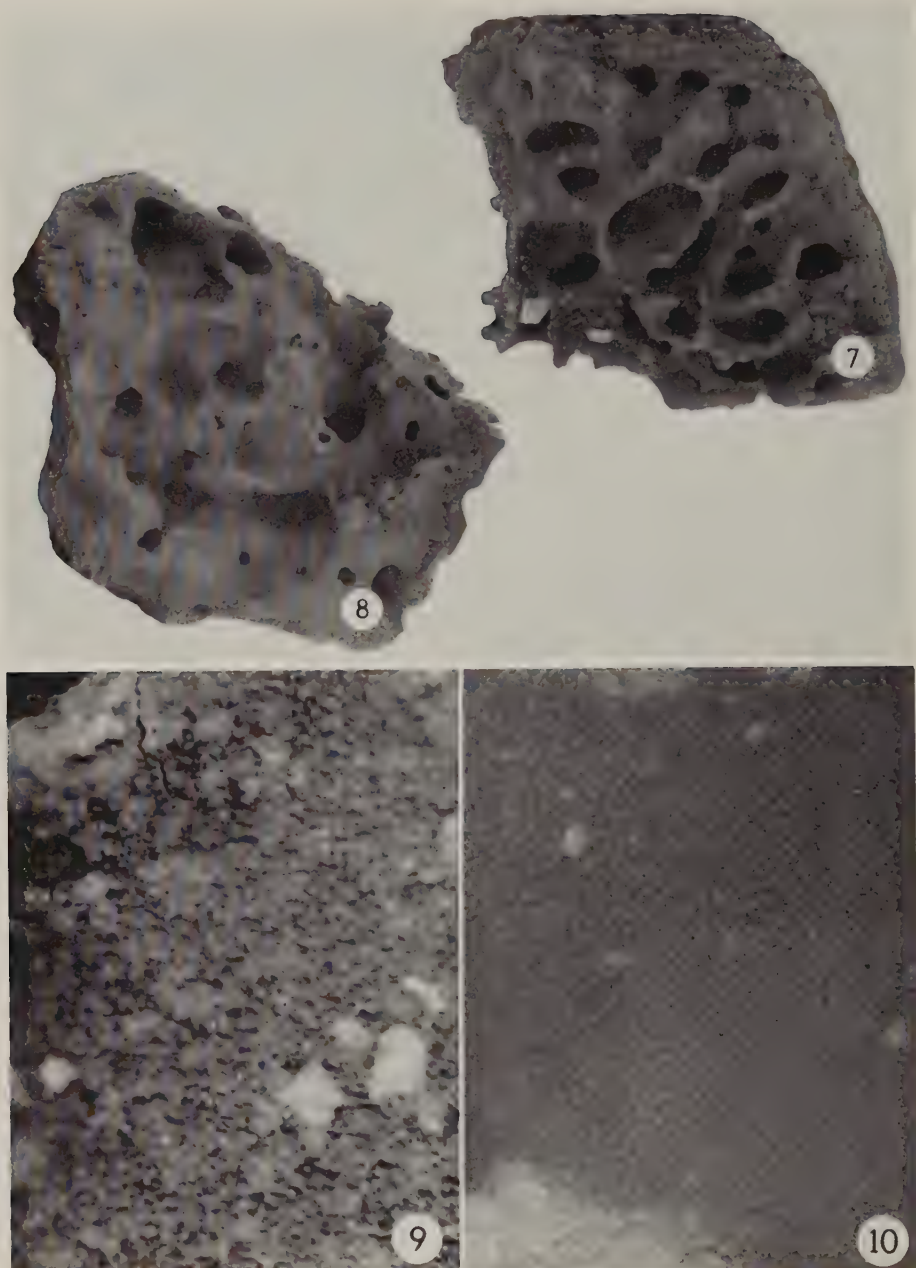


PLATE II.

FIG. 7. — Portion of mound of *T. ebenerianus* to show internal structure.

FIG. 8. — Part of an old *Cubitermes* mound converted by *T. suspensus* to its own use.

FIG. 9. — Enlarged fragment of internal surface of galleries of *T. ebenerianus* showing the pattern of the faecal deposit with which it is lined.

FIG. 10. — A similar fragment of the workings of *T. auriterrae* showing the deeper and more distinct pattern of the lining.

LES ÉCHANGES TROPHALLACTIQUES PROCTODÉAUX
CHEZ LA FOURMI D'ARGENTINE :
IRIDOMYRMEX HUMILIS
(HYM. FORM. DOLICHODERIDAE).

par
CL. TOROSSIAN

(Laboratoire d'Entomologie de la Faculté des Sciences de Toulouse.)

A la suite d'un récent séjour à la station de Zoologie agricole d'Antibes, nous avons récolté un certain nombre de colonies de la fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis* (Hym. Form. Dolichoderidæ) (1). Nous avons déjà signalé (1958-1959-1960), l'existence d'échanges trophallactiques proctodéaux chez des fourmis appartenant à la famille des Dolichoderidæ : *Dolichoderus quadripunctatus* et *Tapinoma erraticum*.

L'étude de la fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis*, nous a permis de retrouver chez cette espèce, des échanges trophallactiques proctodéaux, assez différents de ceux précédemment décrits.

Les différences portent à la fois sur les préliminaires de l'acte, sur l'acte lui-même, sur le rôle et sur l'importance de l'aliment proctodéal dans l'activité trophique de la colonie.

1^o Description des échanges trophallactiques proctodéaux de la fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis*.

Le processus qui aboutit à l'émission, puis à la distribution de l'aliment proctodéal chez *Iridomyrmex humilis*, débute toujours par des soins aux jeunes larves (larves dont la taille est comprise entre 0,8 et 1 mm). L'ouvrière lèche soigneusement la larve en s'attardant sur la région buccale, pendant un temps variable n'excédant pas généralement trois à quatre minutes.

Elle peut ensuite, soit interrompre ses soins, et abandonner la larve, soit les compléter en la nourrissant par le mécanisme des classiques échanges trophallactiques stomodéaux.

Cependant, en de très rares circonstances, l'ouvrière peut manifester (après avoir palpé et léché la larve) un comportement particulier, qui

(1) Nous sommes heureux de remercier ici, M. BILIOTTI, directeur de la station, qui nous a grandement facilité notre tâche.

débuté par le reploiement rapide de l'abdomen vers le bas, et se poursuit par l'émission par l'anus d'une minuscule gouttelette d'une substance nutritive de couleur blanche, de consistance liquide, et d'un diamètre moyen de 0,06 mm. L'ouvrière saisit ensuite la gouttelette très délicatement, avec ses mandibules, et redressant son abdomen, la dépose sur la bouche de la larve qui l'absorbe aussitôt. Les trois phases essentielles de cet acte :

- recourbement de l'abdomen,
- émission de la gouttelette,
- et absorption par la larve, durent respectivement : une seconde, deux secondes et dix à trente secondes.

Les autres caractères des échanges trophallactiques proctodéaux de la fourmi d'Argentine sont :

- en premier lieu, **leur grande rareté** ; nous avons compté quatre échanges proctodéaux après plusieurs heures d'observation continue, alors que dans le même temps des centaines d'échanges stomodéaux étaient dénombrés ;

- en second lieu, nous n'avons jamais vu, à ce jour, une distribution d'aliment proctodéal au profit des adultes de la colonie. Cet aliment paraît donc **destiné à l'alimentation des seules larves** de petite taille ou de taille moyenne.

2° Comparaison de l'aliment proctodéal de la fourmi d'Argentine avec l'aliment proctodéal des autres *Dolichoderidae*.

Les caractères des échanges trophallactiques proctodéaux de la fourmi d'Argentine soulignent tout particulièrement les différences de ces échanges, comparés à ceux du même type qui s'observent chez *Tapinoma erraticum* et surtout chez *Dolichoderus quadripunctatus*.

Chez *Iridomyrmex humilis*, l'aliment proctodéal constitue un apport de nourriture tout à fait négligeable dans l'activité trophique de la colonie :

- En premier lieu, par le volume de la gouttelette émise au cours d'un échange trophallactique proctodéal de la fourmi d'Argentine, comparé au volume de la gouttelette de *Dolichoderus quadripunctatus* (*Iridomyrmex humilis* émet des gouttelettes dont le diamètre moyen est de 6/100 de millimètre alors que celles de *Dolichoderus quadripunctatus* arrivent à 48/100 de millimètre, ce qui représente un apport trente-deux fois moins important !).

- En second lieu, par la grande rareté des échanges proctodéaux chez *Iridomyrmex humilis*, ce qui souligne encore plus nettement le caractère peu important de cette forme d'alimentation au point de vue quantitatif.

Il est tout de même intéressant de constater l'existence des échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi d'Argentine, même si ces échanges ont une portée très limitée, car ils permettent de rattacher la

fourni d'Argentine aux autres *Dolichoderidae* de nos régions, et de la mettre dans une série évolutive qui débiterait précisément avec *Iridomyrmex humilis* (fourmi polygyne et terriole, dont les échanges proctodéaux sont très peu importants et, de plus, extrêmement irréguliers). En second lieu se placerait *Tapinoma erraticum* (fourmi polygyne et terriole dont les échanges proctodéaux, bien que peu importants, sont malgré tout plus réguliers et d'une portée plus générale). Enfin, le maximum de complexité des échanges proctodéaux s'observe chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*, pour qui ils représentent un apport de nourriture important, en relation avec le cycle biologique de la colonie, et généralisé à tous ses éléments pendant la période d'évolution du couvain.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

1958. TOROSSIAN (Cl.). — L'Aliment proctodéal chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (*C. R. Ac. Sc.*, **246**, p. 3524-3526).
1959. TOROSSIAN (Cl.). — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (*Insectes Sociaux*, VI, **4**, p. 369-374).
1960. TOROSSIAN (Cl.). — Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi *Tapinoma erraticum* (*Insectes Sociaux*, VII, **2**, p. 171-175).
-

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1961 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 3664 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.
Dépôt légal 1961 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 3602.

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : J. Lecomte, Laboratoire de Recherches Apicoles "La Guyonnerie", BURES-SUR-YVETTE (Seine-et-Oise) — France.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — Publications périodiques. — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 120 NF. Étranger : 150 NF.

Tirage à part, 2° partie, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 61 NF. Étranger : 66 NF.

Section XII (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 49 NF. Étranger : 24 NF.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V°). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 45 NF. Étranger : 50 NF.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI°).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 8 NF. Étranger : 10 NF.

Prix du numéro : France : 2,20 NF. Étranger : 2,75 NF.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — Ouvrages. — Franklin PIERRE : *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune. 32 NF.

III. — Colloques internationaux. — XXXII : *Écologie*. 27 NF.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*. 25 NF.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII°)
C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.

FILED IN STACK

SOMMAIRE

- Sur la transmission d'isotopes radio-actifs entre deux
fourmilières d'espèces différentes (*Formica rufa* et *For-*
mica polycetena), par Rémy CHAUVIN, Guy COURTOIS
et Jacques LECOMTE..... 99
- Effets du groupement sur l'activité et la ponte du dory-
phore *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Col. Chrysome-*
lidae), par P. GRISON et M^{me} R. RITTER..... 109
- Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden
Fermente in Pharynxdruesen und Mitteldarm der
Honigbiene (*Apis mellifica* L.). 3. Fermentwirkung
während der Ueberwinterung bei Bienen der *Ligus-*
tica-Rasse, von A. MAURIZIO..... 125
- Nest structure and size distribution in the genus *Tri-*
nerotermes (Isoptera, Termitidæ, Nasutitermitinæ) in
West Africa, by W. A. SANDS..... 177
- Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la
fourmi d'Argentine : *Iridomyrmex humilis* (Hym.
Form. Dolichoderidæ), par Cl. TOROSSIAN..... 189
-